NOTICE



SUR LES

TRAVAUX SCIENTIFIQUES

DE

M. L.-FÉLIX HENNEGUY

PROFESSEUR D'EMBRYOGÉNIE COMPARÉE AU COLLÈGE DE FRANCE

PARIS

ANC^{ne} LIB^{rie} G. CARRÉ ET C. NAUD

C. NAUD, ÉDITEUR

3, RUE RACINE, 3

1901

TITRES ET FONCTIONS

1871-1875. Aide-physiologiste au laboratoire des Hautes Études de la Faculté de médecine de Montpellier.

1875. Docteur en médecine (Montpellier).
Lauréat de la Faculté de médecine de Montpellier.

1877-1881. Chargé des fonctions de préparateur du cours d'Embryogénie comparée au Collège de France.

1880-1883. Délégué de l'Académie des Sciences pour l'étude biologique du Phylloxéra.

1881-1899. Préparateur du cours d'Embryogénie comparée au Collège de France.

1887. Maître de conférences d'Entomologie à l'École nationale d'agriculture de Grignon.
Professeur de Zoologie appliquée à l'École nationale d'horticulture de Versailles.

1889. Docteur ès sciences naturelles (Paris).

1889. Lauréat de l'Académie des Sciences (Grand prix des Sciences physiques).

1887-1898. Chargé, comme remplaçant, du cours d'Embryogénie comparée au Collège de France pendant le semestre d'hiver, durant douze années consécutives.

1896. Lauréat de l'Académie des Sciences (Arrérages du prix Lecomte).

1900. Professeur d'Embryogénie comparée au Collège de France.
Directeur du Laboratoire de Cytologie de l'École des Hautes Études.

Membre du Comité consultatif des Pêches maritimes (1888).

Membre du Comité technique chargé de l'étude et de l'examen des procédés de destruction des Insectes, des Cryptogames ou autres végétaux nuisibles à l'Agriculture (1889).

Vice-président de la Société de Biologie (1895).

Directeur, en collaboration avec M. le Professeur Ranvier, des *Archives d'Anatomie microscopique*, fondées, en 1897, par MM. Balbiani et Ranvier.

Président de la section d'Histologie et d'Embryologie du XIII[e] Congrès international de Médecine (1900).

Membre titulaire de la Société nationale d'Agriculture (1900).

APERÇU GÉNÉRAL

L'embryogénie comparée, science sur laquelle ont porté principalement mes recherches, comprend l'étude du développement de tous les êtres organisés. Pendant longtemps, la notion de la constitution cellulaire de ces êtres, établie par Schleiden pour les végétaux et par Schwann pour les animaux, a suffi aux embryogénistes comme point de départ de leurs recherches sur le développement. Le premier état, la forme la plus simple sous lesquels se présente un végétal ou un animal étant un œuf, c'est-à-dire une cellule, on a étudié comment cette forme organique primitive se multiplie en se divisant, comment ses produits de division se groupent pour constituer des organes et se différencient pour donner les éléments histologiques.

L'observation attentive des êtres inférieurs microscopiques, les Protophytes et les Protozoaires, a montré que ces organismes sont réductibles à un élément cellulaire unique. Cette cellule, par la modification de ses différentes parties, réalise les formes diverses de ces êtres et réalise aussi les rudiments d'appareils qui remplissent chez eux les grandes fonctions des êtres supérieurs. Les êtres unicellulaires se multiplient, se reproduisent : à ce titre ils appartiennent au domaine de l'embryogénie comparée.

L'étude comparée des phénomènes qui accompagnent la reproduction des Protozoaires, la fécondation de l'œuf chez les êtres pluricellulaires et la multiplication des éléments, qui par leur

agrégation constituent ces êtres, a établi que ces phénomènes sont régis par les mêmes lois. C'est ainsi que les embryogénistes, dont l'idéal est d'arriver à connaître l'origine des corps organisés et à déterminer les lois de leur évolution, ont été peu à peu amenés à étendre leurs investigations à la structure et au fonctionnement de la cellule, c'est-à-dire de l'unité morphologique de la matière vivante, de la forme élémentaire la plus simple sous laquelle puisse se présenter la substance organisée, de manière à manifester les propriétés vitales qui caractérisent les êtres vivants.

Depuis une vingtaine d'années nos connaissances sur la cellule ont fait des progrès considérables. Une nouvelle branche de l'anatomie générale et l'une des plus importantes, la *cytologie*, qui est devenue la base des études biologiques, a pris naissance. L'étude de la cellule est aujourd'hui indispensable aussi bien à l'histologiste qui recherche la fine structure des tissus qu'à l'embryogéniste pour qui l'élément cellulaire est le point de départ de la genèse des êtres organisés. C'est ce qu'ont compris les représentants actuels les plus autorisés de l'embryogénie comparée, qui sont en même temps de savants cytologistes.

Fidèle aux traditions du Collège de France, où l'on doit enseigner surtout les sciences nouvelles en train de se faire, mon éminent et regretté maître, M. le professeur Balbiani, avait consacré la plus grande partie de ses recherches à l'étude des êtres unicellulaires et de la cellule. C'est d'après les précieux conseils qu'il ma prodigués, pendant les vingt-deux années que j'ai travaillé auprès de lui, que, tout en poursuivant mes travaux sur le développement des Métazoaires, je me suis attaché à une étude approfondie de la morphologie et de la reproduction de la cellule.

I. Cytologie. — Lorsque je commençai mes recherches sur la cellule, les travaux de MM. Bütschli, Auerbach, Strasburger, Ed. van

Beneden, O. Hertwig, Schleicher, Fol, Flemming, venaient d'inaugurer une ère nouvelle pour la cytologie, en faisant connaître un mode de division de la cellule, qui avait passé jusque-là inaperçu. Le phénomène si curieux de la division indirecte, ou *karyokinèse*, devait naturellement attirer mon attention.

Si, à la fin de 1879, la division indirecte était un fait définitivement acquis à la science et considéré comme un phénomène naturel, constaté dans le règne animal et le règne végétal, aussi bien que chez les Protozoaires, il restait à démontrer que ce mode de reproduction de la cellule est le plus général et peut s'observer dans toutes les cellules et dans tous les êtres. Il restait aussi à établir que le processus de la division est partout le même dans son essence et que les différentes formes de division indirecte, observées jusqu'alors, pouvaient rentrer dans un schéma général. Enfin, on ne connaissait encore le phénomène que dans ses traits les plus saillants ; beaucoup de points importants, sur lesquels les opinions des auteurs étaient en contradiction, demandaient à être examinés de plus près.

M. Balbiani et moi avons été les premiers, en France, à nous occuper de la karyokinèse chez les animaux, tandis que M. Guignard, peu de temps après, abordait avec succès cette étude chez les végétaux.

La division cellulaire indirecte n'avait encore été observée avec détail que chez les Invertébrés ou dans les tissus des Vertébrés ; j'ai trouvé dans les cellules embryonnaires des Poissons osseux, dépourvues d'éléments vitellins et riches en protoplasma, un objet des plus favorables pour l'étude de la division et principalement pour l'étude de la figure achromatique. Mes premières recherches me conduisirent à adopter l'opinion de M. Strasburger qui, contrairement à M. Flemming, faisait dériver la figure achromatique du cytoplasma, et à laquelle il faisait jouer un rôle prépondérant

dans la division du noyau et de la cellule. Je suivis également la formation des cellules aux dépens du parablaste, couche sous-jacente au germe qui ne prend pas part directement à la segmentation, et je vis que, de même que dans le sac embryonnaire des végétaux, les noyaux se multiplient d'abord dans cette couche par division indirecte, puis que certains d'entre eux deviennent le centre de formation de cellules, ce qui prouvait que, si la division du noyau et celle de la cellule sont deux phénomènes primitivement unis l'un à l'autre, ils peuvent néanmoins être indépendants.

Quelques années plus tard, j'ai repris l'étude de la division indirecte dans les blastomères de la Truite et j'ai montré l'existence des centrosomes dans les sphères attractives ; la constitution du centrosome, dans les grandes sphères de segmentation, par plusieurs granulations ; sa bipartition précoce, dès le stade de plaque équatoriale, pour donner les deux centrosomes qui dirigeront la future division du noyau-fille, qui n'existe encore qu'à l'état virtuel. J'ai suivi les transformations des sphères attractives pendant la karyokinèse, la formation du fuseau achromatique que j'ai fait dériver des rayons des sphères, le développement de la plaque fusorielle et la disparition des filaments connectifs. Enfin j'ai établi que les noyaux-filles ne suivent pas toujours dans leur reconstitution le schéma donné par M. Flemming, et que, en particulier dans les blastomères de la Truite, le noyau résulte de l'accolement et de la fusion des chromosomes qui se sont renflés en vésicules.

En même temps je faisais connaître dans le parablaste des divisions anormales, pluripolaires, qui présentent un très grand intérêt, parce qu'elles démontrent nettement le rôle des centrosomes vis-à-vis des éléments nucléaires qui se dirigent vers eux en suivant les lois de la gravitation.

Mes recherches sur la karyokinèse m'ont amené à étudier de plus près la structure même du protoplasma ; je me suis convaincu

que les opinions émises à cet égard étaient trop exclusives et que la substance vivante pouvait se présenter sous des formes différentes. Je me suis occupé aussi des divers corps figurés qu'on peut rencontrer dans la cellule, des prétendus noyaux accessoires, des centrosomes et des sphères attractives à l'état de repos, et de leurs rapports avec les cils vibratiles, fait entièrement nouveau, qui a provoqué dans ces dernières années, une série de travaux très intéressants.

Ayant examiné par moi-même la plupart des questions de cytologie, j'ai cru qu'il était utile de réunir toutes les notions accumulées, depuis une trentaine d'années, sur l'histoire de la cellule, et je me suis décidé à publier les leçons que j'avais faites en 1893-94 sur ce sujet. Tout en résumant les travaux des savants les plus compétents, j'ai naturellement insisté sur les points que j'avais étudiés moi-même et sur lesquels j'avais pu me former une opinion personnelle.

Dans mes mémoires originaux, comme dans mon ouvrage d'ensemble sur la cellule, je me suis surtout attaché à exposer des faits, aussi bien ceux qui paraissent définitivement acquis à la science que ceux qui sont encore controversés et demandent de nouvelles recherches. J'ai relégué au second plan les nombreuses théories qui tiennent une si large place dans la plupart des travaux récents sur la cellule. Les théories pour être acceptables, ne devant être, suivant Claude Bernard, que des idées formulées par des faits, j'estime qu'en cytologie, comme dans beaucoup d'autres sciences biologiques, l'état de nos connaissances est encore trop peu avancé pour qu'on puisse établir des théories générales. Seules, les hypothèses sont permises ; elles sont légitimes et utiles, car elles provoquent pour leur confirmation des recherches amenant la découverte de faits nouveaux ; mais elles sont nécessairement provisoires, ces faits nouveaux les réduisant le plus souvent

à néant. Je me suis cependant nettement déclaré partisan de la théorie cellulaire, telle qu'elle a été formulée par Schleiden et Schwann, que combattent aujourd'hui certains biologistes. J'ai essayé d'établir que cette théorie, contrairement à beaucoup d'autres qui ne reposent que sur des hypothèses, n'est que l'expression même des faits démontrés par l'observation et l'expérience, et qu'il ne faut pas lui demander plus qu'elle ne renferme. La base de la théorie cellulaire est, en effet, que le noyau avec une quantité déterminée de protoplasma, proportionnelle à la masse de substance nucléaire, constitue une cellule, c'est-à-dire une association bien définie, nécessaire pour les manifestations vitales de la substance organisée, que l'origine de tout être vivant est une cellule et que tous les éléments anatomiques de cet être proviennent de la transformation de cellules ; jusqu'ici aucun fait positif n'a pu être invoqué pour ébranler cette donnée, et nous sommes en droit de considérer la cellule, ou l'énergide de Sachs, comme l'unité morphologique et physiologique des êtres vivants, et de définir la cellule, avec Claude Bernard, *le premier représentant de la vie.*

II. **Embryogénie.** — Dans le domaine de l'embryogénie proprement dite, mes travaux ont porté principalement sur le développement des Téléostéens. Ce groupe présente un intérêt spécial, parce qu'il constitue parmi les Poissons une sorte de type aberrant caractérisé par des particularités embryologiques qui ne se retrouvent que chez les Vertébrés supérieurs, jointes à d'autres qui indiquent cependant un certain état de dégradation. Mes recherches, qui ont été poursuivies pendant plusieurs années, m'ont amené à traiter un certain nombre de questions d'embryogénie générale, telles que le mode de formation des feuillets blastodermiques et la théorie de la gastrula, le processus d'accroissement de l'embryon et la théorie de la concrescence, etc.

Le grand prix des sciences physiques (partagé avec M. Roule) m'a été décerné par l'Académie des sciences pour mon travail, que le rapporteur, M. le professeur Ranvier, a apprécié dans les termes suivants :

« M. Henneguy a choisi pour ses recherches un animal qu'il avait sous la main en très grand nombre, la Truite d'eau douce, et dont Coste a organisé l'élevage au Collège de France. Il a observé d'abord que les spermatozoïdes de la Truite mis dans l'eau n'y vivent que quelques secondes, ce qui l'a conduit à apprécier l'avantage de la méthode russe dans la pratique de la pisciculture. Les divers procédés de la technique moderne, que M. Henneguy manie avec habileté et discernement, l'ont conduit à observer mieux, que les auteurs qui l'ont précédé dans cette voie, les modifications qui se produisent dans l'œuf après la ponte et à la suite de la fécondation. Les diverses phases de la multiplication des cellules de segmentation ont été examinées par lui dans tous leurs détails, et il a reconnu que le mouvement qui aboutit à la multiplication des noyaux par le mécanisme de la division indirecte a le protoplasma pour point de départ.

« Lors de la première ébauche du germe sous la forme d'un seul feuillet, qui deviendra le feuillet externe du blastoderme, on observe dans le vitellus sous-jacent des noyaux auxquels on a donné le nom de *noyaux parablastiques*. Ces noyaux ne sont pas entourés chacun d'une masse protoplasmique distincte sous forme de cellules, et cependant ils se multiplient par division indirecte. Par la suite ils s'ajoutent au germe en y pénétrant par migration, sans concourir à la formation de tel ou tel feuillet. Quant aux feuillets blastodermiques, ils forment chez la Truite et chez les Salmonides en général, successivement et de la manière suivante : le feuillet externe d'abord, par suite de l'arrangement des cellules de segmentation en forme de membrane; le feuillet interne ensuite, par l'accrois-

sement du feuillet externe qui se replie à la limite du germe de manière à se doubler lui-même comme une sorte de bourse ; quant au feuillet moyen du blastoderme, il provient du dédoublement du feuillet interne, d'un clivage qui partage les deux feuillets.

« Pendant l'édification des trois feuillets blastodermiques, et après leur formation, on voit se produire, aux dépens de leurs éléments cellulaires, les organes transitoires ou définitifs de l'animal : la corde dorsale procède de l'endoderme avant sa séparation en deux feuillets ; l'axe nerveux provient de l'ectoderme et se montre d'abord, dans son épaisseur, sous la forme d'un cordon cellulaire plein, dans l'axe duquel se creuse le canal central, par simple clivage. La vésicule de Kupffer n'est pas une gastrula, comme l'ont soutenu quelques auteurs ; elle correspond à la partie postérieure du canal intestinal. Chez les Poissons osseux, le cœur est double comme chez les Oiseaux et les Mammifères. Se trouve ainsi confirmée et étendue la découverte de M. Dareste.

« Tels sont les points les plus importants du travail de M. Henneguy. Il convient d'ajouter qu'il a étudié le premier développement des organes dans chacun des feuillets blastodermiques qui leur donne naissance, et qu'il s'est efforcé de rendre justice à tous les observateurs qui l'ont précédé dans l'étude du développement des Poissons osseux. »

Parmi mes autres travaux d'embryogénie, les uns se rapportent à la constitution des organes reproducteurs et des éléments sexuels, œufs et spermatozoïdes ; les autres à quelques points du développement des Mammifères et des Insectes.

J'ai indiqué, le premier, le véritable mode de déhiscence des follicules ovariens chez les Amphibiens, l'existence des globules polaires chez les Arthropodes et les Amphibiens, et expérimenté la résistance des spermatozoïdes des Poissons à l'action des anesthésiques. J'ai repris l'étude de cet élément énigmatique, la *vésicule*

embryogène, ou *corps vitellin de Balbiani*, qui se trouve dans l'ovule d'un grand nombre d'animaux et sur la signification duquel plusieurs hypothèses ont été émises; je l'ai considéré comme un organe ancestral correspondant au macronucléus des Infusoires. Enfin, j'ai fait connaître un nouveau mode de régression physiologique des ovules dans les follicules de Graaf, la dégénérescence par fragmentation, qui peut être considérée comme un commencement de développement parthénogénésique pouvant expliquer la formation de certains kystes de l'ovaire.

Les Insectes, ces Arthropodes à vie aérienne et à ontogénie condensée, constituent par leurs modes de reproduction et les phénomènes si curieux d'histolyse qui accompagnent leurs métamorphoses, un groupe des plus intéressants au point de vue de l'embryogénie générale. Leur étude m'a captivé depuis longtemps et c'est sur mes conseils que M. A. Binet et M. A. Lécaillon ont pris comme sujet de thèse de doctorat ès sciences, le premier la structure du système nerveux des Insectes, le second le développement des Coléoptères. Moi-même je me suis occupé de l'ovogenèse et de la spermatogenèse chez ces animaux, du développement d'un Chalcidien, le *Smicra clavipes*, des métamorphoses des Diptères, ainsi que de différents points d'anatomie et d'histologie de plusieurs Insectes.

J'ai traité, à trois reprises différentes, de l'embryogénie des Insectes dans mon cours du Collège de France, et publié ces leçons après les avoir mises au courant des recherches les plus récentes sur ce sujet.

Depuis un certain nombre d'années, l'embryogénie est entrée dans la voie expérimentale, et certains biologistes attirés par les méthodes nouvelles, semblent n'attacher d'importance qu'aux résultats fournis par l'expérimentation, et considérer la simple observation comme impuissante à résoudre la plupart des problèmes embryologiques. Sans partager cette manière de voir

j'estime que l'expérimentation peut rendre de grands services aux embryogénistes comme méthode de contrôle et j'ai institué dans mon laboratoire des recherches sur le mode de formation de la ligne primitive chez le Poulet, dont les résultats n'ont pas encore été publiés, et des essais de parthénogenèse expérimentale chez les Vertébrés qui ont été l'objet d'une première note préliminaire.

III. **Protozoaires.** — Bien que les organismes unicellulaires appartiennent au domaine de l'embryogénie comparée, ainsi que je l'ai dit plus haut, je range dans un chapitre à part mes travaux sur ces organismes parce que, tout en m'occupant de leur reproduction, j'y ai décrit des espèces et des genres nouveaux.

J'ai montré que chez le *Volvox dioicus* l'apparition de la sexualité a lieu par degrés, le sexe mâle apparaissant avant le sexe femelle, à mesure que l'espèce s'épuise par reproduction asexuée; dans cette même espèce, j'ai fait connaître le mode de germination de la spore encore inconnu. J'ai suivi toute l'évolution de la Grégarine du Lombric, le *Monocystis agilis*, et démontré, le premier, que le noyau des Sporozoaires se divise par karyokinèse. Dans ce groupe des Sporozoaires, j'ai découvert un organisme nouveau, vivant en parasite dans les muscles des *Palœmon*, des *Crangon* et de l'Écrevisse, le *Thelohania*, qui est l'une des causes de la peste des Écrevisses. Pour les Infusoires, j'ai décrit trois espèces appartenant à des genres nouveaux, le *Bodo* (*Costia*) *necator*, l'*Ascobius lentus* et la *Fabrea salina*, dont la première, très nuisible aux alevins de Truite, est remarquable par son mode de vie ectoparasite, signalé pour la première fois chez les Flagellés, et par son mode de division transversale, qui constitue une exception pour ces Infusoires ; la troisième, très curieuse également par son habitat dans les marais salants et son accoutumance aux changements de milieu.

IV. **Technique microscopique.** — « C'est non pas grâce à un génie supérieur ou à une interprétation bien faite que la science se fait ou se modifie sur un point, mais grâce à une nouvelle méthode, grâce à la découverte soit d'une nouvelle matière colorante, soit d'un procédé de durcissement ou d'extension plus parfait. C'est donc de ce côté-là que l'histologiste doit diriger toute son attention ; il est absolument nécessaire qu'il connaisse tous les détails des procédés à employer, et qu'il sache la raison de chacun d'eux, afin qu'il puisse les modifier suivant le but particulier qu'il se propose d'atteindre. L'histologie ne peut, nous le voyons, faire des progrès que par une technique bien connue, bien nette, bien formulée, qui puisse servir de base aux recherches et de point de départ à la découverte de nouvelles méthodes. » (L. Ranvier. *Traité technique d'histologie*, p. 56.)

Pénétré de l'importance de ces paroles du plus éminent de nos histologistes, je me suis efforcé, dès le début de mes recherches embryogéniques et cytologiques, de me mettre au courant des méthodes de technique les plus perfectionnées et d'en chercher moi-même de nouvelles, me permettant de découvrir des faits nouveaux qui avaient échappé à mes devanciers. Parmi les innovations que j'ai introduites en technique, je signalerai l'emploi du vert de méthyle en cytologie, des procédés pour l'étude des embryons de Poissons, de nouveaux instruments, une méthode de coloration à la safranine, etc.

C'est surtout par la publication du *Traité des méthodes techniques de l'anatomie microscopique*, en collaboration avec M. Bolles Lee, ouvrage dont la seconde édition a été considérablement augmentée, que j'ai le plus contribué à faire connaître en France les méthodes, devenues aujourd'hui d'un usage courant, des inclusions à la paraffine, des coupes en séries, des colorations par les couleurs d'aniline, etc. Un grand nombre de travailleurs, soit

parmi les élèves des Facultés de Paris ou de la province, soit même parmi leurs maîtres, sont venus dans le laboratoire d'embryogénie comparée du Collège de France s'initier pratiquement à ces méthodes et les ont introduites dans les laboratoires de nos Universités.

V. **Embryogénie et zoologie appliquées.** — Chargé à différentes reprises de missions scientifiques par l'Académie des sciences, le ministère de l'Agriculture et le ministère de la Marine, pour étudier diverses questions relatives à la reproduction d'animaux utiles ou nuisibles, et aux moyens destinés à favoriser ou empêcher leur multiplication, j'ai publié un certain nombre de notes, de mémoires ou de rapports, dont quelques-uns renferment des observations nouvelles, intéressantes, soit au point de vue scientifique, soit uniquement au point de vue pratique. Telles sont mes publications sur le Phylloxéra, sur l'Anthonome du Pommier, sur la Sardine et le Saumon, sur les Moules.

VI. **Publications diverses.** — Je range sous ce titre mes travaux se rapportant à des sujets divers, tels que mon étude physiologique sur l'action des poisons, dans laquelle j'ai essayé de démontrer que le plus grand nombre des substances toxiques agissent d'abord sur le système nerveux, et sur les parties centrales avant d'atteindre les parties périphériques ; quelques notes de zoologie et d'histologie parmi lesquelles je signalerai : celles relatives à la faune des marais salants et des lacs d'Auvergne, au mimétisme histologique des œufs des Phyllies, au système nerveux larvaire des *Stratiomys*, à la structure de la glande nidamentaire des Sélaciens, à l'existence de calcosphérites dans le corps graisseux de larves de Diptères, enfin un certain nombre d'articles sur certaines questions d'embryogénie ou de cytologie.

CHAPITRE PREMIER

CYTOLOGIE

Mes recherches sur la cellule, antérieures à 1896, se trouvent résumées dans mes *Leçons sur la cellule, morphologie et reproduction*, qui constituent le seul ouvrage de cytologie comparée qui ait été publié jusqu'ici en France. M. le Professeur Flemming, dans sa revue annuelle sur les travaux relatifs à la cellule[1], en parlant de mon livre, s'exprime ainsi : « Das Werk Henneguy's ist eine umfangreiche, mit vorzüglicher Sorgfalt gearbeitete Zusammenfassung der Morphologie der Zelle und Zellteilung, die ausführlichste und meines Erachtens beste, welche wir bis jetzt besitzen. » Je n'osais pas espérer une appréciation aussi élogieuse de la part du plus éminent des cytologistes.

Je rappellerai brièvement les points de cytologie que j'ai étudiés le plus spécialement et les conclusions auxquelles je suis arrivé.

Protoplasma.

1. **Leçons sur la cellule, morphologie et reproduction,** faites au Collège de France pendant le semestre d'hiver 1893-94, recueillies par M. Fabre-Domergue, 1 vol. gr. in-8°, xx-544 p., 362 fig. noires et en couleurs. Paris, G. Carré, 1896. — 2e, 3e et 4e leçons.

Les biologistes désignent sous le nom de *protoplasma* la

(1) W. Flemming, *Morphologie der Zelle*, in Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte, herausgegeben von Merkel und R. Bonnet, 1896, p 243.

matière organique vivante ; c'est la base physique de la vie de Huxley, l'agent des manifestations vitales de la cellule de Claude Bernard. Ces définitions physiologiques assez vagues ne satisfont pas les cytologistes, et quelques-uns d'entre eux ont renoncé à définir le protoplasma. M. Flemming se demande même s'il y a utilité à se servir de ce terme, et dans ses nombreux travaux il n'emploie que les termes de *corps cellulaire* ou de *substance cellulaire* pour désigner ce que les autres cytologistes appellent protoplasma.

Tout en reconnaissant la difficulté et même l'impossibilité de donner une bonne définition du protoplasma, j'ai pensé qu'on pouvait continuer à appliquer ce terme à l'ensemble de la partie vivante de la cellule, comprenant le *cytoplasma* ou corps cellulaire de M. Flemming, et le *nucléoplasma*, c'est-à-dire les substances constitutives du noyau. Il ne faut pas oublier que l'idée de protoplasma est en réalité une idée abstraite, générale, et ne correspond pas à un corps déterminé, car il existe une infinité de protoplasmas différents ; elle présente, dans la terminologie, la même signification que celle que nous attachons, par exemple, à l'expression de Mammifère ou d'Oiseau. De même que nous employons l'un de ces termes pour désigner toute une catégorie d'êtres qui ont des caractères communs, de même nous appelons protoplasma les substances vivantes contenues dans la cellule.

Pendant longtemps, jusqu'en 1865, les histologistes ont considéré le protoplasma comme une substance homogène, transparente, semi-fluide, ne renfermant comme éléments figurés que des granulations plus ou moins abondantes. A mesure que les recherches cytologiques devenaient plus précises, on reconnut que la substance fondamentale de la cellule pouvait présenter une véritable structure. Les nombreux travaux, qui se sont succédé depuis une vingtaine d'années sur ce sujet, ont conduit à formuler un

certain nombre d'opinions sur la structure du protoplasma, opinions dont les principales peuvent se ranger dans deux catégories : 1° le protoplasma est constitué par deux substances, l'une vivante se présentant sous forme de granulations, ou bioblastes, l'autre inerte et homogène dans laquelle sont plongées les granu-

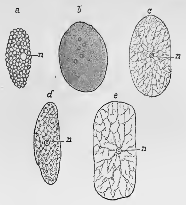


Fig. 1. — Cellule de la cavité du corps de l'*Enchythræus albidus*. — *a*, à l'état vivant dans le liquide de l'animal. — *b*, après l'action de l'eau pure. — c, après l'action de l'acide acétique dilué. — *d*, après l'action d'une solution d'alun à 1 p. 100. — *e*, après l'action de l'alcool au tiers. — *n*, noyau.

lations : c'est la théorie granulaire d'Altmann ; 2° le protoplasma est constitué par deux substances actives douées de densité et de réfringence différentes ; cette catégorie renferme la constitution *réticulaire* de Frommann, la constitution *filaire* de Flemming et la constitution *alvéolaire* de Kunstler et Bütschli.

J'ai montré que les diverses manières de voir émises sur la structure du protoplasma sont trop exclusives ; elles reposent généralement sur des observations faites à l'aide de réactifs qui

altèrent la structure de la substance vivante. Un même élément cellulaire, un leucocyte par exemple, peut, selon le réactif employé, présenter des structures différentes, structures alvéolaire, fibrillaire, réticulée, granuleuse, homogène, qui correspondent à celles que les auteurs ont voulu généraliser pour toutes les cellules animales et végétales.

Le protoplasma est, en effet, une substance très complexe, formée d'un certain nombre de substances différentes qui peuvent

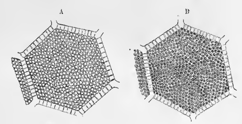


Fig. 2. — Cellule épithéliale de la queue d'une larve d'Axolotl, examinée sur l'animal vivant. — A, vue de la surface mise exactement au point. — B, vue d'un plan un peu plus profond.

se présenter sous différents états. J'ai comparé la constitution du protoplasma à celle du plasma sanguin, qui, liquide pendant la vie, renferme deux substances, l'albumine et la fibrine, en dissolution. La coagulation du plasma sanguin, privé de vie, fait apparaître, sous forme de filaments, la fibrine qui y était dissoute. On doit considérer jusqu'à un certain point la plastine comme une sorte de fibrine, susceptible de se séparer du protoplasma sous forme d'un réseau de filaments ou d'amas de granulations, par la coagulation *post mortem* spontanée ou due à l'action des réactifs.

2. **Coloration du protoplasma vivant par le brun Bismarck.** (*Bulletin de la Soc. philomathique*, 7e série, t. V, p. 52, 12 févr. 1881.)

3. **Colorabilité du protoplasma vivant.** (*L'Intermédiaire des Biologistes*, t. I, p. 9, 1898.)

On considérait autrefois comme une des propriétés caractéristiques du protoplasma de ne point absorber et fixer les matières colorantes tant qu'il est vivant. Dès 1879, M. Brandt, puis M. Certes et moi-même (1881), avons découvert d'une façon simultanée et indépendante la possibilité de colorer le protoplasma vivant par certaines couleurs d'aniline. Mes recherches n'ont pas seulement porté sur des cellules isolées et sur des Infusoires; je les ai étendues aux tissus animaux et végétaux. J'ai reconnu qu'une solution faible de brun Bismarck, à la condition qu'elle fût convenablement neutralisée par addition d'une petite quantité de craie, colore la substance vivante sans la tuer.

Lorsqu'on place un Infusoire dans une solution de brun Bismarck, on voit que les vacuoles que renferme l'animal prennent d'abord une teinte jaune, puis la coloration envahit le cytoplasma, le noyau restant généralement incolore. Au bout de plusieurs jours le noyau se charge également de matière colorante; celle-ci est éliminée à la longue de tout le corps de l'Infusoire qui redevient incolore. Une coloration intense du noyau peut s'observer d'emblée chez les Infusoires endoparasites, tels que le *Nyctotherus cordiformis*.

En injectant sous la peau du dos de grenouilles une assez forte dose de brun Bismarck, j'ai constaté que, au bout de quelques heures, tous les tissus, surtout la substance musculaire, étaient teints uniformément en jaune foncé. Celles sous la peau desquelles j'injectais d'autres couleurs d'aniline, présentaient une teinte générale de la peau et des muqueuses assez vive; mais en examinant avec soin les tissus, j'ai pu me convaincre que la substance fondamentale du tissu conjonctif était seule colorée et que les cel-

lules, ainsi que la substance musculaire, restaient tout à fait incolores.

Depuis cette époque, beaucoup de physiologistes et d'histologistes ont expérimenté l'action des matières colorantes sur les êtres vivants et sont arrivés à des résultats contradictoires; les uns niant la colorabilité du protoplasma vivant et admettant que seules les granulations (corps de réserve et d'excrétion) retiennent les matières colorantes ; les autres soutenant une véritable coloration *intra-vitam* de la substance vivante.

J'ai repris, en 1898, mes anciennes expériences de coloration du protoplasma vivant, en essayant un grand nombre de couleurs d'aniline sur les Infusoires. J'ai constaté qu'en général les couleurs acides (fuchine acide, orange G, vert lumière, Bordeaux R, Wasserblau, benzopurpurine, etc.) qui colorent d'une façon élective le protoplasma mort, ne sont pas absorbées par les Infusoires vivants, qui ne s'y colorent qu'après leur mort. Parmi les couleurs basiques un certain nombre sont sans action, d'autres donnent une teinte générale aux Infusoires, mais, en examinant ceux-ci à un fort grossissement, on reconnaît que ce sont des granulations très fines qui se colorent, la substance fondamentale restant incolore. De même que dans mes premières recherches, seul le brun Bismarck m'a donné une coloration élective du protoplasma vivant.

Toutes les cellules et tous les organismes ne se comportent pas de même en présence d'une même matière colorante, et il est encore impossible de dire à quoi tiennent ces différences. Le déterminisme expérimental des colorations *intra-vitam* est loin d'être fixé, c'est ce qui explique les résultats contradictoires obtenus par les divers biologistes qui ont abordé cette question.

Noyau.

Leçons sur la cellule : 5e, 6e, 7e, 8e leçons.

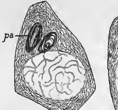
Le noyau cellulaire a été plus étudié que le cytoplasma, aussi sa constitution est-elle mieux connue. Il existe cependant encore beaucoup de points controversés à cet égard.

Mes recherches ont porté sur la manière dont se comportent les noyaux des cellules animales, vis-à-vis des réactifs employés par M. Schwarz pour les noyaux des cellules végétales. J'ai constaté que les nucléoles vrais et les taches germinatives deviennent invisibles dans une solution de chlorure de sodium à 10 p. 100, que le ferrocyanure de potassium fait disparaître le réseau chromatique et respecte les nucléoles.

La substance qui constitue la partie colorable du réseau nucléaire, et qu'on désigne sous le nom de chromatine, substance riche en acide nucléique, n'est pas propre au noyau. On doit la considérer comme une sorte de pigment pouvant imprégner les éléments figurés du noyau et dont la quantité varie suivant l'âge de la cellule et le stade évolutif dans lequel elle se trouve. Dès 1882, j'avais remarqué que si l'on colore les premières sphères de segmentation des Téléostéens et des Amphibiens, par les réactifs colorants de la chromatine, leur cytoplasma se colore intimement, mais qu'il perd graduellement cette propriété au fur et à mesure que le nombre des blastomères, et par conséquent des noyaux, augmente dans l'œuf. J'en ai conclu que la chromatine n'est pas une substance figurée, mais une substance diffusible se formant dans le cytoplasma, puis se déposant dans le noyau, et pouvant inversement passer du noyau dans le cytoplasma.

Si l'existence des Monères de M. Häckel, c'est-à-dire de cel-

lules dépourvues de noyaux, n'est plus admise aujourd'hui; il y a toutefois un certain nombre d'organismes inférieurs, chez lesquels, malgré de nombreuses recherches, la présence du noyau est encore contestée; de ce nombre sont les Bactériens, les Cyanophycées et les Saccharomycètes. J'ai poursuivi de mon côté la recherche du noyau dans ces organismes; je l'ai vu nettement dans une espèce de Levûre, mais chez les Bactéries et les Cyanophycées,



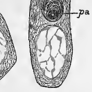


Fig. 3. — Cellules pancréatiques de Salamandre, fixées par le liquide de Flemming et colorées par la safranine. On voit à côté du noyau des plasmosomes, *pa*, constitués par une partie centrale claire, entourée d'une zone granuleuse, autour de laquelle le protoplasma est disposé en couches concentriques fibrillaires.

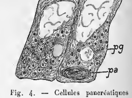


Fig. 4. — Cellules pancréatiques de Salamandre. Liquide de Flemming, safranine. Le corps protoplasmique renferme des parasomes de diverse nature : des plasmosomes incolores, *pa*, et des pyrénosomes, *pg*, colorés.

je n'ai trouvé, comme la plupart de mes devanciers, que des granulations colorables éparses dans le corps cellulaire, et je me suis rangé à l'opinion de ceux qui admettent que dans ces organismes il n'y a pas de noyau véritable, mais que la substance nucléaire existe plus ou moins diffusément mélangée au cytoplasma.

4. **Sur les parasomes ou prétendus noyaux accessoires.** (*Comptes rendus des séances de la Soc. philomathique*, 7 juill. 1894.)

Leçons sur la cellule : 9e et 10e leçons.

Dans le protoplasma cellulaire, on trouve souvent des éléments

figurés, désignés improprement sous le nom de noyaux accessoires ou de *Nebenkerne*. Ces corps peuvent avoir une origine et une constitution très différentes, mais dans aucun cas, sauf pour le micronucléus des Infusoires ciliés, ils n'ont la valeur d'un noyau qu'on a voulu leur attribuer. Aussi vaut-il mieux les appeler simplement *corps accessoires* ou *parasomes*. Parmi eux, les uns, *pyrénosomes*, sont formés de chromatine et proviennent du noyau ; les autres, *plasmosomes*, sont de nature protoplasmique ; les autres, tels que le corps vitellin de Balbiani, ayant une origine mixte, rentrent dans le groupe des *pyréno-plasmosomes ;* enfin les *mitosomes* (Platner) sont des restes du fuseau de division, lors de la bipartition de la cellule.



Fig. 5. — Cellules hépatiques d'Écrevisse fixées par le liquide de Lindsay, et colorées par la safranine. Elles renferment des parasomes à divers états de développement.

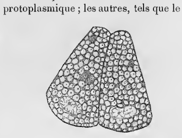


Fig. 6 — Cellules de la glande à venin de la Vipère, fixées par le liquide de Lindsay et colorées par la safranine. Le corps protoplasmique est vacuolaire, et chaque vacuole renferme une granulation se colorant par la safranine.

Dans les cellules du pancréas, on trouve à la fois des plasmosomes tels qu'ils ont été décrits par MM. Eberth et Müller, et des pyrénosomes semblables à ceux vus par M. Ogata.

Division cellulaire et centrosomes.

5. **Division des cellules embryonnaires chez les Vertébrés.** (*Comptes rendus de la Société de Biologie*, p. 398, 21 déc. 1881, et *Comptes rendus de l'Académie des Sciences,* t. XCIV, 6 mars 1882.)

6. **Division des noyaux et formation des cellules dans le parablaste des Poissons osseux.** (*Comptes rendus de la Société de Biologie,* p. 142, 25 févr. 1882.)

7. **Sur la division cellulaire ou cytodiérèse.** (*Association pour l'avancement des Sciences.* Congrès de la Rochelle, 30 août 1882.)

8. **Nouvelles recherches sur la division des cellules embryonnaires chez les Vertébrés.** (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, t. CXI, p. 116, 1890, et *Comptes rendus de la Société de Biologie*, p. 444, 12 juill. 1890.)

9. **Du rôle des sphères attractives dans la division indirecte des noyaux.** (*Comptes rendus de la Société de Biologie*, p. 473, 13 juin 1891.)

10. **Nouvelles recherches sur la division cellulaire indirecte.** (*Journal de l'Anatomie et de la Physiologie,* t. XXVII, p. 397, avec 1 pl., sept.-oct. 1891.)

11. **Sur la signification physiologique de la division cellulaire directe :** en collaboration avec M. Balbiani. (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, t. CXXIII, p. 269, 27 juill. 1896.)

12. **Sur les rapports des centrosomes avec les cils vibratiles.** (*Comptes rendus de l'Académie des Scienees*, t. CXXVI, p. 975, 28 mars 1898.)

13. **Sur les rapports des cils vibratiles avec les centrosomes.** (*Archives d'Anatomie microscopique*, t. I, p. 481, 1898.)

Leçons sur la cellule : 9ᵉ, 19ᵉ, 20ᵉ, 21ᵉ, 22ᵉ, 23ᵉ, 24ᵉ et 25ᵉ leçons.

Parmi les corps figurés de la cellule, en dehors du noyau, dont la structure nous est mieux connue que celle du cytoplasma, les plus intéressants sont les corpuscules polaires ou centrosomes. Ces éléments, dont l'existence est encore niée par quelques-uns, n'ont attiré l'attention des cytologistes qu'à partir de 1887, bien qu'ils fussent connus depuis 1874, époque à laquelle M. Ed. van Beneden les signala dans les sphères de segmentation des œufs de Dyciémides. On sait le rôle qu'on leur attribue dans la cellule, où on les considère comme des centres directeurs de la division indirecte. Lors de mes premières recherches sur la division des cellules embryonnaires des Vertébrés, j'avais été frappé par le grand développement de la figure achromatique, qui apparaît, dans le cytoplasma, avant la disparition de la membrane du noyau ; j'avais conclu de ce fait que la division du noyau est sous la dépendance du cytoplasma, et j'avais proposé de remplacer le terme de karyokinèse, créé par Schleicher pour désigner l'ensemble des phénomènes qui caractérisent la division indirecte, par celui de *cytodiérèse*, qui n'implique pas que c'est le noyau qui joue le rôle le plus important dans ce mode de division.

Dès 1884, j'avais constaté, dans les œufs de Triton et d'Axolotl, aux deux pôles du noyau, encore pourvu de sa membrane et possédant un réseau chromatique complet, l'existence des sphères attractives que M. Ed. van Beneden n'avait encore vues qu'au stade de plaque équatoriale.

Bellonci, de son côté, d'une manière tout à fait indépendante, était arrivé au même résultat que moi; son observation et les miennes étaient les premières relatives à la division cellulaire indi-

recte chez les Vertébrés, tous les travaux antérieurs n'ayant porté que sur des Invertébrés et sur des végétaux. A la même époque, j'indiquais l'existence d'une plaque cellulaire entre les deux noyaux-filles, avant l'étranglement du corps cellulaire, et j'ajoutais que ce fait prouvait une fois de plus l'identité du processus de la division cellulaire chez les animaux et les végétaux. Cette plaque cellulaire était observée, l'année suivante, par Carnoy, qui lui donnait le nom de *plaque fusoriale*.

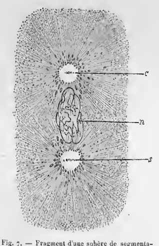


Fig. 7. — Fragment d'une sphère de segmentation de germe de Truite au stade XVI. — Le noyau, *n*, allongé et lobé, renferme des chromosomes en chapelets indépendants. Les sphères attractives, *s*, sont très développées ; leur centrosome, *c*, est allongé et formé de plusieurs grains en série ; chaque sphère attractive est entourée de rayons clairs, dont plusieurs présentent sur leur trajet de gros corpuscules vitellins (c'est par erreur que la sphère attractive est représentée en blanc, elle devrait être plus teintée que le reste de la figure).

En 1890 et 1891, je repris l'étude de la cytodiérèse dans les cellules embryonnaires de la Truite et je signalai un certain nombre de faits intéressants, que j'avais observés sur ce matériel des plus favorables pour les recherches cytologiques.

Dans les gros blastomères du germe de Truite, les divisions se succédant rapidement, il est rare de trouver un noyau à l'état de repos. Généralement le noyau est allongé ; sa partie chromatique se présente sous forme de peloton discontinu, constitué par plusieurs chromosomes indépendants, moniliformes. A chaque

extrémité du noyau, dans le cytoplasma finement granuleux, on voit une grosse sphère attractive se colorant plus fortement que le reste du corps cellulaire. Au centre de la sphère se trouve le centrosome, qui tantôt est un simple corpuscule arrondi, tantôt présente une forme allongée suivant une ligne perpendiculaire au grand axe du noyau et se compose, dans ce cas, d'une granulation centrale

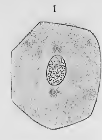


Fig. 8. — Cellule de germe de Truite ; première phase de la division. Le noyau, dont la membrane est encore intacte, renferme un peloton chromatique. A chacun de ses pôles se trouve une sphère attractive.

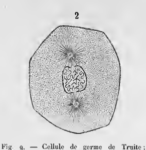


Fig. 9. — Cellule de germe de Truite ; deuxième phase de la division. La membrane du noyau a disparu aux deux pôles. Les rayons des asters pénètrent dans l'intérieur du noyau et sont plus étendus qu'au stade précédent.

accompagnée d'une ou deux granulations plus petites de chaque côté.

Le contour de la sphère attractive n'est pas bien délimité ; il est indiqué par une zone de grosses granulations, de laquelle partent les radiations d'un aster qui s'étend d'autant plus loin dans le cytoplasma que la division est plus avancée.

Bientôt la membrane nucléaire se plisse aux deux pôles du noyau : elle paraît repoussée dans l'intérieur par les rayons des asters développés autour des sphères attractives ; elle ne tarde pas à disparaître en ces deux points.

Les rayons des asters pénètrent dans le noyau, arrivent au contact des chromosomes et constituent le fuseau achromatique, formé ainsi par deux cônes accolés par leurs bases et ayant pour sommets les sphères attractives.

Les chromosomes, en ce moment sous forme de petits bâtonnets légèrement tortueux, se disposent à peu près parallèlement

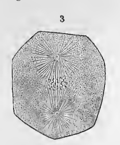


Fig. 10. — Cellule de germe de Truite; troisième phase de la division. La membrane du noyau a entièrement disparu. Le fuseau achromatique est déjà à peu près constitué; les chromosomes du noyau commencent à se disposer à l'équateur du fuseau.

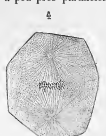


Fig. 11. — Cellule de germe de Truite; quatrième phase de la division. Stade de plaque équatoriale. Le fuseau achromatique est entièrement constitué. Les chromosomes sont disposés dans un seul plan, à l'équateur du fuseau.

sur le milieu du fuseau pour constituer la plaque équatoriale; chacun d'eux se dédouble longitudinalement, et les deux moitiés se séparant, s'éloignent l'une de l'autre, de sorte que bientôt la plaque équatoriale se trouve dédoublée elle-même en deux demi-plaques, qui vont se diriger en sens inverse, pour se rendre aux extrémités du fuseau. Entre les deux plaques-filles (*dyastroïdes* de Flemming) les filaments du fuseau achromatique deviennent parallèles et forment les filaments *connectifs* ou *unissants* des auteurs, que les uns considèrent comme provenant de l'étirement de la linine des chromosomes, que d'autres regardent comme étant les filaments

mêmes du fuseau; c'est à cette dernière opinion que je me suis rangé.

A partir du moment où la plaque équatoriale est constituée, les asters prennent un plus grand volume et continuent à s'accroître pendant l'anaphase. Lorsque la plaque équatoriale s'est dédoublée,

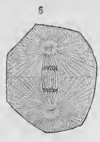


Fig. 12. — Cellule de germe de Truite; cinquième phase de la division. Les asters se sont dilatés, et contiennent chacun deux sphères attractives-filles; leurs rayons s'étendent jusqu'à la périphérie de la cellule. La plaque équatoriale s'est dédoublée en deux séries de chomosomes qui se dirigent vers les pôles du fuseau achromatique.

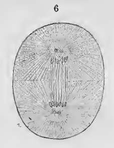


Fig. 13. — Cellule de germe de Truite; sixième phase de la division. Les sphères attractives-filles sont plus développées qu'au stade précédent. Les chromosomes sont parvenus aux extrémités du fuseau et sont devenus vésiculeux. Le fuseau achromatique s'est transformé en un faisceau de filaments connectifs parallèles.

chaque centrosome s'allonge perpendiculairement à l'axe du fuseau et se divise en deux. Chacune de ses moitiés s'entoure d'un petit système de lignes rayonnantes et devient le centre de formation d'une sphère attractive-fille. Les nouvelles sphères s'éloignent l'une de l'autre en restant unies pendant quelque temps par des filaments achromatiques très déliés, puis deviennent indépendantes.

Le système achromatique, constitué par les deux centrosomes-filles entourés de leurs sphères attractives, est contenu dans l'aster

dilaté, au milieu duquel viendra se reconstituer le noyau-fille, aux dépens des chromosomes. A ce moment les rayons des asters se sont étendus dans tout le cytoplasma cellulaire, et leurs rayons se rencontrent obliquement au milieu de la zone équatoriale de la cellule, leurs points d'intersection étant situés dans un plan au niveau duquel le corps cellulaire se divisera.

7

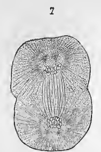


Fig. 14. — Cellule de germe de Truite, septième phase de la division. Les sphères attractives-filles se sont éloignées l'une de l'autre et sont encore réunies par des filaments. Les noyaux-filles sont formés de vésicules chromatiques commençant à se fusionner. Le corps cellulaire commence à s'étrangler à l'équateur.

8

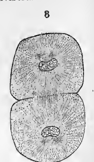


Fig. 15. — Cellule de germe de Truite; huitième phase de la division. Les noyaux-filles sont reconstitués et pourvus d'une membrane. Leurs sphères attractives, devenues indépendantes, sont encore situées d'un même côté du noyau. Les filaments connectifs n'existent plus que dans la région médiane de la cellule ; chacun d'eux présente sur son milieu un renflement dont l'ensemble constitue la plaque cellulaire.

Il faut donc distinguer l'aster de la sphère attractive. Dans la cellule à l'état de repos, la sphère attractive est une petite zone de cytoplasma entourant le centrosome et de laquelle partent des rayons courts et divergents dans tous les sens. Le premier indice de l'entrée en activité de la sphère attractive est la différenciation autour d'elle d'une zone protoplasmique granuleuse ayant plus d'affinité pour les matières colorantes que le reste du cytoplasma.

Cette zone s'accroît petit à petit, en s'éloignant de la sphère attractive; il en résulte la formation autour de celle-ci d'un espace clair qui devient la partie centrale de l'aster, au centre de laquelle le corps de la sphère attractive a cessé d'avoir des contours nets et n'est plus représenté que par une petite tache claire renfermant le centrosome. L'aster bien constitué se substitue donc petit à petit à la sphère attractive. C'est dans l'intérieur de l'aster que le centrosome continue à évoluer et se divise pour donner naissance aux deux petits systèmes radiés qui sont les deux sphères attractives de la future cellule-fille.

9

Fig. 16. — Cellule de germe de Truite; neuvième phase de la division. Les deux cellules-filles ne sont plus réunies que par un petit faisceau de filaments connectifs présentant une plaque cellulaire. Dans la cellule inférieure, les sphères occupent leurs positions définitives aux pôles du noyau qui se prépare à une nouvelle division.

Cette distinction entre la sphère attractive et l'aster, sur laquelle j'ai insisté, n'est possible que dans les grandes cellules riches en protoplasma granuleux; dans les petites cellules la partie centrale de l'aster est très réduite et paraît se confondre avec la sphère attractive.

M. Hermann (1881) a vu, dans les cellules testiculaires de la Salamandre, que lorsque le centrosome unique, qui se trouve à côté du noyau, se dédouble au début de la cytodiérèse, les deux centrosomes-filles restent unis par un faisceau de filaments. Tandis que les centrosomes s'éloignent l'un de l'autre les filaments qui les unissent s'allongent pour former le *fuseau central*; en même temps, de chaque centrosome s'irradient de nombreux filaments qui se dirigent dans l'intérieur du noyau, dont la membrane se résorbe, et se fixent aux chromosomes. La figure achromatique se compose donc, dans ce cas, de deux parties, l'une du fuseau central con-

stitué par des filaments continus s'étendant d'un centrosome à l'autre, l'autre formée de filaments situés à la périphérie du fuseau central, et rattachant chaque centrosome aux chromosomes.

Ce mode de formation de la figure achromatique a été considéré par certains auteurs, principalement par

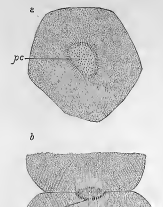
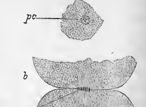


Fig. 17. — Coupes de gros blastomères du germe de la Truite. — *a*, coupe parallèle au plan de séparation de deux cellules-filles, au niveau de la plaque cellulaire, *pc*. — Les renflements des filaments connectifs se montrent sous forme de points colorés ; à la périphérie, les renflements, vus obliquement, se montrent en continuité avec les filaments connectifs. — *b*, coupe perpendiculaire au plan de séparation de deux cellules-filles ; la plaque cellulaire, *pc*, est vue un peu obliquement.



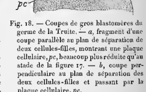


Fig. 18. — Coupes de gros blastomères du germe de la Truite. — *a*, fragment d'une coupe parallèle au plan de séparation de deux cellules-filles, montrant une plaque cellulaire, *pc*, beaucoup plus réduite qu'au stade de la figure 17. — *b*, coupe perpendiculaire au plan de séparation des deux cellules-filles et passant par la plaque cellulaire, *pc*.

ceux qui se laissent surtout guider par des vues théoriques et qui n'observent pas par eux-mêmes, comme étant le plus répandu, constituant, pour ainsi dire, le type primitif, le seul dont on doive tenir compte pour établir le schéma général de la division indirecte.

J'ai constaté moi-même l'existence du processus décrit par

M. Hermann, mais j'ai montré qu'il ne constitue qu'un cas particulier du mode de formation du fuseau, tel que je l'ai exposé dans les blastomères, mode que je regarde comme primitif puisqu'il s'observe dans les cellules embryonnaires. Dans les cellules qui ont un cytoplasma abondant et un petit noyau, la figure achromatique a un plus grand développement et une plus grande importance que dans les cellules possédant peu de cytoplasma et un gros noyau ; de plus, comme leurs divisions successives se succèdent rapidement, le dédoublement du centrosome est très précoce et a lieu avant que la division cellulaire soit terminée. Au moment de la reconstitution du noyau-fille, les deux nouveaux centrosomes sont déjà séparés et sont rendus à peu près aux deux pôles du noyau ; le fuseau central ne peut alors se former que secondairement, après la réunion des filaments émanés de chaque centrosome. Au contraire, dans les cellules qui passent par un stade de repos assez prolongé, et dans lesquelles le centrosome reste unique à côté de chaque noyau-fille, le dédoublement du centrosome n'a lieu que tardivement quand les chromosomes sont devenus libres et que la membrane du noyau est résorbée ; les filaments unissant les deux centrosomes-filles persistent alors et deviennent le fuseau central ou fuseau définitif. On peut dire que, dans ce cas, il se produit une

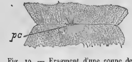


Fig. 19. — Fragment d'une coupe de gros blastomère du germe de la Truite, perpendiculaire au plan de séparation des deux cellules-filles montrant une plaque cellulaire, *pc*, encore plus réduite qu'au stade de la figure 18.

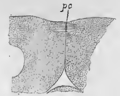


Fig. 20. — Fragment d'une coupe de blastomères superficiels du germe de la Truite, montrant les deux cellules-filles encore réunies par une plaque cellulaire, *pc*, située excentriquement à la surface libre du germe.

abréviation du processus karyokinétique ; la phase de l'indépendance du centrosome manque.

On sait que dans la division indirecte les noyaux-filles traversent en sens inverse les mêmes phases que le noyau-mère. M. Flemming pense que cette loi est générale et ne présente pas d'exception. Malgré la grande compétence du savant professeur de Kiel, je ne puis me ranger à son avis. J'ai suivi avec soin la reconstitution des noyaux-filles dans les blastomères de la Truite, du Triton et de l'Axolotl, et j'ai pu m'assurer que ces noyaux se forment d'une manière spéciale.

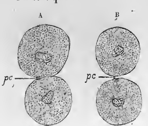


Fig. 21. — Cellules-filles du germe de la Truite, réunies par une plaque cellulaire, *pc*, très réduite. — En A, la plaque cellulaire est formée de deux séries de granulations réunies entre elles par des filaments connectifs. Chaque série est dans l'épaisseur de la membrane cellulaire correspondante. — En B, les deux cellules sont séparées et ne sont réunies que par un petit pédicule présentant en son milieu une grosse granulation.

Lorsque les chromosomes sont arrivés aux pôles du fuseau, chacun d'eux se transforme en un petit boyau dont la partie centrale est claire et homogène et dont la périphérie, fortement colo-

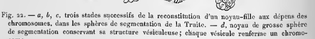



Fig. 22. — *a*, *b*, *c*, trois stades successifs de la reconstitution d'un noyau-fille aux dépens des chromosomes, dans les sphères de segmentation de la Truite. — *d*, noyau de grosse sphère de segmentation conservant sa structure vésiculeuse; chaque vésicule renferme un chromosome.

rée, présente une série de petites granulations ; au fur et à mesure que ces boyaux se rapprochent du centre de l'aster, ils prennent une forme vésiculeuse arrondie. Ces vésicules se groupent en un

amas, deviennent bientôt polyédriques par pression réciproque et paraissent se souder. Leurs parois disparaissent dans l'intérieur du noyau et les granulations colorables qu'elles renfermaient se disposent en séries linéaires pour former le réseau chromatique du noyau ; les parois extérieures des vésicules, situées à la périphérie du noyau, persistent au contraire pour donner la membrane nucléaire. Ces observations ont été confirmées depuis par M. Ed. van Beneden, chez l'*Ascaris megalocephala*, MM. Kölliker, Schwarz, van der Stricht, etc., dans les sphères de segmentation des Vertébrés.



Fig. 23. — Karyodiérèse dans le parablaste de la Truite. Division indirecte normale, suivie d'un dédoublement des sphères attractives.

Le parablaste de la Truite, c'est-à-dire la couche protoplasmique plurinucléée située entre le germe et le vitellus, est un objet des plus favorables pour l'étude des divisions pluripolaires. J'y ai décrit plusieurs formes de ces divisions dans lesquelles on voit soit une même sphère attractive agir sur plusieurs noyaux à la fois, soit trois ou quatre sphères



Fig. 24. — Karyodiérèse dans le parablaste de la Truite. Deux fuseaux ayant une sphère attractive commune.

attractives diriger la division d'un même noyau ; ces faits démontrent d'une manière évidente l'indépendance des sphères attractives et des centrosomes vis-à-vis des noyaux.

Le mécanisme de la division indirecte a donné lieu à de nombreuses hypothèses. A l'époque où je fis mes premières recherches sur la cytodiérèse, deux manières de voir principales se trouvaient

en présence. Les uns admettaient avec MM. Ed. van Beneden et Boveri que les chromosomes sont dirigés vers les pôles du fuseau

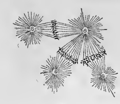


Fig. 25. — Karyodiérèse dans le parablaste de la Truite. Trois fuseaux ayant une sphère attractive commune; les plaques équatoriales sont plus rapprochées des sphères attractives libres que de la sphère commune.

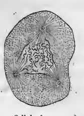


Fig. 26. — Cellule de germe de Truite dans laquelle trois sphères attractives exercent leur action sur le noyau. La membrane de celui-ci a disparu vis-à-vis des trois sphères.

par une contraction des filaments achromatiques, les autres avec MM. Strasburger et Guignard que les chromosomes sont attirés par les centrosomes, les filaments achromatiques jouant seulement le rôle de fils conducteurs sur lesquels se déplacent les éléments chromatiques. C'est cette dernière opinion que j'ai soutenue et en faveur de laquelle j'ai apporté un certain nombre d'arguments, dont l'un des plus démonstratifs est le suivant :

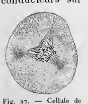


Fig. 27. — Cellule de germe de Truite dans laquelle trois sphères attractives agissent sur le même noyau.

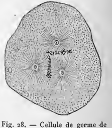


Fig. 28. — Cellule de germe de Truite présentant trois sphères attractives et deux plaques équatoriales; cette disposition correspond à la métaphase de la cellule représentée figure 26.

J'ai observé dans le parablaste de la Truite deux figures de division nucléaire, au stade de l'anaphase, et voisines l'une de l'autre, les axes des deux

fuseaux formant environ un angle de 60°. L'une des sphères attractives de l'un des fuseaux (B) était située près de l'équateur de l'autre fuseau (A). Tandis que les dysters du fuseau B étaient



Fig. 29. — Cellule de germe de Truite, pourvue de deux noyaux à l'état de repos et de trois sphères attractives dont l'une est commune aux deux noyaux.

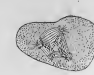


Fig. 30. — Cellule de germe de Truite montrant l'anaphase d'un noyau à division quadripolaire.

réguliers et que leurs chromosomes étaient situés à égale distance des extrémités, ceux du fuseau A étaient tout à fait irréguliers. La sphère attractive de B, voisine du fuseau A, exerçait sur les chromosomes de celui-ci une action perturbatrice, et retenait un grand nombre de ceux-ci vers l'équateur du fuseau. On peut donc conclure de cette disposition que les centrosomes agissent comme de véritables centres d'attraction sur les chromosomes qui se dirigent vers eux suivant la loi de la gravitation.

Cette observation et la figure qui l'accompagne sont devenues pour ainsi dire classiques, et ont été reproduites par plusieurs cytologistes, entre autres par M. O. Hertwig, dans son ouvrage « Die Zelle und die Gewebe » (1892) [1].

Fig. 31. — Noyaux parablastiques de la Truite en voie de division. Le fuseau B exerce une action perturbatrice sur la formation des dyasters du fuseau A; la sphère attractive *b*, exerce une action sur les chromosomes de A.

[1] M. le Professeur His a confirmé entièrement mes observations sur les cellules embryonnaires de la Truite. (*Ueber Zellen-und Syncitienbildung. Studien am Salmoniden*). Abandl. d. kön. Sächsischen Gesells. d. Wiss. Bd. XXIV, 1898).

J'ai pu également, à l'aide de limaille de fer et d'aimants, disposés convenablement, reproduire tous les aspects de la figure

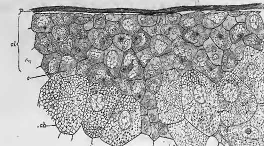


Fig. 32. — Coupe de la région superficielle, lymphoïde, du foie de la Salamandre. Fixation par le liquide de Lindsay, coloration par l'hématoxyline au fer et la safranine. Les centrosomes avec leurs sphères attractives sont visibles dans beaucoup de cellules. — *p*, couche péritonéale. — *cl*, couche lymphoïde. — *ch*, cellules hépatiques. — *e*, cellules d'Ehrlich remplies de granulations colorées.

achromatique pendant la cytodiérèse normale, et les diverses formes de figures multipolaires que j'avais observées dans le parablaste.



Fig. 33. — Spermatocyte de *Helix pomatia* examiné dans liquide de Pictet. Le protoplasma renferme des bâtonnets et des granules colorés par le violet dahlia : le noyau reste incolore.



Fig. 34. — Deux spermatocytes de *Helix pomatia* fixés par les vapeurs d'acide osmique et examinés dans le liquide de Ripart et Petit, additionné de violet 5 B.

J'ai été ainsi conduit à admettre que, pendant la division indirecte du noyau, les centrosomes sont le siège de forces répulsives et

attractives, les premières ayant pour effet de maintenir les deux centrosomes écartés l'un de l'autre, et de déterminer l'orientation radiée des filaments achromatiques, les secondes attirant les chro-

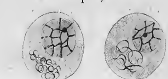


Fig. 35. — Deux spermatocytes de Forficule, traités par le liquide de Ripart et Petit osmiqué, et le vert de méthyle ; à côté du noyau on voit un amas formé par des filaments kinoplasmiques pelotonnés.

mosomes vers les centrosomes. Ces forces obéissent aux lois de Newton.

L'existence des centrosomes et leur permanence dans la cellule à l'état de repos, en dehors de l'époque de la division, ont été niées par un certain nombre de cytologistes, entre autres par Carnoy et



Fig. 36. — Groupe de spermatocytes de *Caloptenus italicus*. Les cellules sont réunies entre elles par des restes des fuseaux achromatiques, qui relient les sphères attractives.



Fig. 37. — Spermatocytes de *Caloptenus italicus* avec leurs noyaux accessoires (mitosomes) à côté du noyau renfermant des filaments chromatiques.

ses élèves. Je me suis attaché à rechercher les centrosomes dans les cellules quiescentes ; je ne les ai vus nettement que dans un petit nombre de cellules. La surface du foie des Amphibiens urodèles présente une couche de tissu lymphoïde spécial, dont les cellules possèdent un centrosome ou un microcentre très net. Mais j'ai

appelé l'attention sur ce fait que des fragments provenant d'un même foie montrent ou ne laissent pas voir les centrosomes suivant la manière dont ils ont été fixés et colorés. De ce que les centrosomes ne sont pas toujours visibles, on ne peut conclure à leur



Fig. 38. — Groupe de spermatocytes de *Caloptenus italicus* montrant chacun un noyau accessoire (mitosome) dans l'angle interne de la cellule.



Fig. 39. — Spermatocyte de *Pyrrhocoris apterus*, traité par le mélange de Pictet; montrant des filaments de kinoplasma plus fortement colorés, par le violet 5 B, que le reste de la cellule.

existence ou à leur absence dans une cellule, puisque leur visibilité dépend le plus souvent de la technique employée pour les mettre en évidence.

Mes observations sur les cellules testiculaires des Amphibiens et des Insectes m'ont amené à admettre dans le corps cellulaire







Fig. 40. — Trois spermatides de *Pyrrhocoris apterus*, à divers états de développement; on voit dans le cytoplasma, à côté du noyau, un grand mitosoma divisé en deux parties, et un autre corps plus petit accolé au noyau (petit mitosoma ?).

l'existence d'un protoplasma spécial, le *kinoplasma* de M. Strasburger, constituant la sphère attractive qui entoure le centrosome, et aux dépens duquel se forment le fuseau, les stries radiées polaires et les filaments connectifs de la figure karyokinétique. Le kinoplasma se présente dans les spermatocytes à l'état de repos

sous forme de filaments isolés ou pelotonnés ; ce sont ces filaments qui se réunissent autour des centrosomes au moment de la division pour donner la figure achromatique, puis qui forment le Nebenkern, ou mitosoma, et les liens cellulaires, et qui finalement, en se grou-

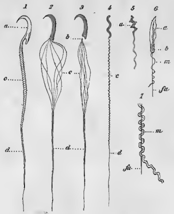


Fig. 41. — *1, 2, 3*, Spermatozoïdes de Rat. — *1*, état frais ; *2*, dissociation dans l'acide acétique dilué. — *4, 5, 6, 7*, Spermatozoïdes de Pinson. — *4*, état frais ; *5*, partie antérieure traitée pendant quelques instants par l'eau distillée ; *6*, partie antérieure après l'action prolongée de l'eau distillée ; 7, fragment de la queue traitée par l'eau distillée. — *a*, tête. — *b*, segment unissant. — *c*, segment principal se décomposant en fibrilles. — *d*, segment terminal. — *fa*, filament axile. — *m*, membrane ondulante. — Dans *2* et *3* on voit les filaments-kinoplasmiques dissociés.

pant en faisceaux parallèles dans la spermatide, donnent naissance aux éléments moteurs de la queue du spermatozoïde.

M. Benda a décrit récemment, dans les cellules testiculaires de beaucoup d'animaux, des filaments moniliformes qu'il met en évidence par un procédé spécial de coloration, et qu'il a désignés sous le nom de *mitochondria*. Ces filaments, je les avais signalés et représentés dans les spermatocytes du *Pyrrhocoris*, où j'avais pu les co-

lorer par le violet 5 B. Je les avais alors considérés comme des fila-

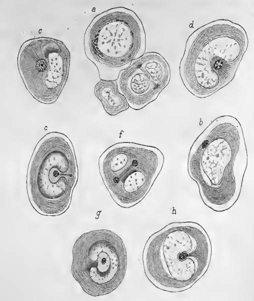


Fig. 42. — Cellules à noyaux polymorphes du testicule de la Salamandre, au mois d'avril, fixées par le liquide de Flemming ; le protoplasma a été légèrement contracté par le réactif. — *a*, cellule supérieure avec sphère attractive diffuse ; cellule inférieure de gauche présentant deux noyaux séparés par un reste de fuseau achromatique. — *b*, cellule au repos avec sphère attractive condensée. — *c*, cellule au repos avec sphère attractive et un centrosome très nets. — *d*, *k*, cellules avec noyau en forme de croissant dans la concavité duquel se trouve la sphère attractive. — *e*, *f*, *g*, cellules avec noyau annulaire ; en *f*, le noyau a été coupé perpendiculairement à son plan, on voit qu'il est traversé par un reste du fuseau unissant les deux sphères attractives. Toutes les cellules montrent des filaments kinoplasmiques très nets.

ments kinoplasmiques et j'avais déjà indiqué leur sort ultérieur, mais en confondant avec eux les filaments achromatiques du fuseau.

Mes recherches ultérieures m'ont conduit à admettre que les mitochondria ne sont que des filaments kinoplasmiques plus différenciés que ceux qui constituent la figure achromatique.

En étudiant comparativement les spermatocytes des Lépidoptères, qui présentent des prolongements flagelliformes directement

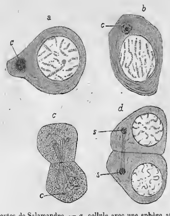


Fig. 43. — Spermatocytes de Salamandre. — *a*, cellule avec une sphère attractive, *c*, renfermant deux centrosomes. — *b*, cellule avec une sphère attractive, *c*, constituée par des bâtonnets entourant le centrosome — *c*, spermatocyte en voie de division. — *d*, deux spermatocytes-filles, dont les noyaux sont revenus à l'état de repos; les filaments unissants du fuseau ont persisté entre les sphères attractives, *s*, situées à une assez grande distance des noyaux.

en rapport avec les centrosomes, et les cellules à cils vibratiles, et d'autre part en m'appuyant sur les découvertes antérieures de M. Heidenhain, relatives à l'existence des microcentres, et les recherches de M. Webber sur les anthérozoïdes des *Zamia* et des *Cycas*, j'ai été conduit à considérer les granulations colorables situées à la base des cils vibratiles comme des centrosomes. Cette hypothèse, émise d'une manière indépendante et quelques jours

plus tard par M. Lenhossèk, a été généralement accueillie avec faveur et corroborée par les expériences récentes de M. Peter[1], qui a montré que les centres moteurs des cils siègent dans les corpuscules

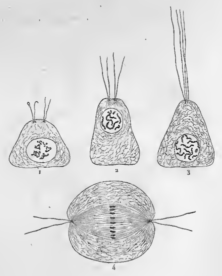


Fig. 44. — 1, Spermatocyte de *Bombyx mori*. — 2, Spermatocyte de *Bombyx mori* montrant une centrodesmose entre les deux groupes de centrosomes flagellifères. — 3, Spermatocyte de seconde génération de *Hyponomeuta cognatella;* l'extrémité de la cellule est vue obliquement en surface. — Spermatocyte de *Bombyx mori* en voie de division.

basaux. Les centrosomes, qui n'avaient été regardés jusqu'à présent par la plupart des biologistes que comme des organes jouant le rôle de centres cinétiques, tenant sous leur dépendance les mou-

(1) K. Peter. *Das Centrum fur die Flimmer-und Geisselbewegung.* (Anat. Anzeiger, XV, nos 14-15, 1899.)

vements qui se manifestent dans le corps même de la cellule pendant sa division, doivent être considérés également comme centres cinétiques pour les mouvements externes de la cellule.

Enfin, je signalerai parmi mes autres travaux cytologiques mes recherches sur la dégénérescence ovulaire et la chromatolyse, dans lesquelles j'ai montré une curieuse dissociation entre la division du noyau et celle du vitellus amenant une fragmentation désordonnée de l'ovule (voir chap. II, nos 21 et 22).

CHAPITRE II

EMBRYOGÉNIE

Éléments reproducteurs.

14. **Recherches sur la vitalité des spermatozoïdes de la Truite.** (*Comptes rendus de l'Acad. des Sciences*, t. LXXXI, p. 1333, 4 juin 1877.)

Les spermatozoïdes des Salmonides sont complètement immobiles dans la laitance extraite de l'animal. Dès qu'ils sont mis en contact avec l'eau, ils exécutent des mouvements de trépidation très vifs qui ne durent que quelques instants, puis redeviennent immobiles : la durée de ce mouvement ne dépasse pas trente secondes. Coste admettait que la vitalité des spermatozoïdes persistait pendant sept ou huit minutes, parce qu'il avait pu, au bout de ce temps, féconder des œufs avec de l'eau spermatisée. Ce résultat tient à ce que la laitance forme une masse assez compacte qui ne se mêle à l'eau que peu à peu, de sorte que les spermatozoïdes du centre de la masse ne se mettent en mouvement que lorsque les autres sont morts depuis longtemps. Chez d'autres Poissons, tels que l'Épinoche, la vitalité des spermatozoïdes est beaucoup plus grande que chez les Salmonides et sa durée dépasse une demi-heure.

La laitance des Salmonides conserve sa propriété fécondante pendant longtemps, quatre à six jours, quand on la conserve à sec dans l'air humide.

J'ai pratiqué des fécondations d'œufs de Truite avec de la laitance mélangée à de l'eau renfermant des anesthésiques, alcool, éther et chloroforme. Les éclosions des œufs ont eu lieu toutes à la même époque et les petites Truites provenant de ces différents œufs n'ont présenté dans la suite aucune particularité qui pût les faire distinguer des alevins obtenus par fécondation normale.

Mes expériences ont prouvé que l'alcool et les anesthésiques n'exercent pas une action nuisible sur les spermatozoïdes de la Truite, à des doses suffisantes pour tuer cependant des animaux inférieurs, tels que les Infusoires. Cette innocuité n'est probablement qu'apparente ; la vitalité des spermatozoïdes en présence de l'eau a, en effet, une durée si courte que les anesthésiques n'ont pas le temps d'agir sur ces éléments avant leur pénétration dans l'œuf ; dès qu'ils ont pénétré dans le germe, ils sont à l'abri des substances toxiques, en ayant soin, bien entendu, de ne pas laisser séjourner les œufs dans le liquide anesthésiant.

Ces expériences ont été citées par Claude Bernard dans ses *Leçons sur les phénomènes de la vie*, p. 275.

15. **Note sur la constitution du spermatozoïde du Crapaud.** (*Bull. de la Soc. philomathique*, 7e série, t. II, p. 156, 27 mai 1878.)

16. **Note sur la chute des œufs de l'ovaire chez les Batraciens.** (*Bull. de la Soc. philomathique*, 7e série, t. II, p. 141, 11 mai 1878.)

La sortie des œufs du stroma de l'ovaire des Batraciens était un phénomène peu connu et sur lequel les avis des anatomistes étaient encore partagés. Les uns admettaient avec Rathke que les œufs mûrs tombent dans l'intérieur des poches ovariques et en sortent, pour arriver dans la cavité abdominale, par des ouvertures normales qui existeraient au sommet de chaque lobe ovarique chez les Anoures, et à l'extrémité du sac ovarique chez les Urodèles. Les

autres, avec Milne-Edwards, pensaient que les œufs, après être tombés dans la cavité de l'ovaire, en sortent par des déchirures qui ne se produisent dans les parois de chaque lobe qu'au moment du frai.

Il est facile de démontrer, comme l'ont fait déjà depuis longtemps Swammerdam, Leydig et Lereboullet, qu'il n'existe aucune ouverture à la surface de l'ovaire avant ou après la chute des œufs; il suffit pour cela d'insuffler sous l'eau les diverses loges de l'ovaire d'une Grenouille; ces loges se distendent et restent gonflées tant qu'on ne donne pas à l'air une issue artificielle.

Les recherches que j'ai entreprises pour trancher cette question m'ont prouvé que c'est par un mécanisme tout spécial et sans analogue chez les autres Vertébrés que l'œuf des Batraciens abandonne l'ovaire. Lorsque la Grenouille est arrivée au moment de la ponte, il se produit une destruction de l'enveloppe péritonéale de l'ovaire au niveau de chaque capsule ovulaire; l'œuf fait peu à peu saillie à la surface externe de l'ovaire, en passant à travers le pédoncule de la capsule qui le renferme. Après la chute des œufs, la surface externe de l'ovaire est parsemée de petits orifices qui deviennent très visibles si l'on colore cette surface par le carmin; ils se présentent alors comme de petites taches incolores. Au fond de chaque orifice, on aperçoit les parois de la capsule vide. Si l'on traite aussi la surface ovarique par le nitrate d'argent, les ouvertures sont encore très apparentes, car on constate que les cellules du péritoine manquent à leur niveau.

La capsule ovarique accompagne quelquefois l'œuf pendant sa sortie, et, se retournant comme un doigt de gant, fait saillie à la surface de l'ovaire; après la chute des œufs, on voit la surface externe des loges ovariques hérissée de capsules vides renversées au dehors; au bout de quelques jours les capsules rentrent dans la cavité ovarienne par un mécanisme que je n'ai pu encore m'expliquer.

Il est probable que l'œuf est chassé de la capsule par une con-

traction de cette capsule, bien que je n'aie pu y démontrer jusqu'à présent la présence de fibres musculaires.

Le résultat de ces recherches avait été exposé par M. Balbiani dans son cours de l'année 1876. Quelque temps après M. Brandt publiait un travail dans lequel il disait avoir vu, au-dessus de chaque œuf mûr, une solution de continuité dans la séreuse péritonéale, et il admettait aussi que les œufs tombent directement dans la cavité péritonéale.

Mes observations que j'ai renouvelées sur des Crapauds et des Tritons, m'ont permis d'affirmer que le processus de la chute des œufs est le même que chez tous les Amphibiens.

Il existe du reste parmi les Invertébrés un mode d'expulsion des œufs analogue. Chez les Araignées, les Coccides, les Apus, les œufs font saillie à la surface externe des tubes ovariques, et, au moment de la ponte, ils pénètrent dans la cavité de ces tubes en passant par le col du follicule.

17. **Sur le noyau de l'œuf et la présence de globules polaires chez les Batraciens.** (*Bull. de la Soc. philomathique*, 7e série, t. IV, p. 129, 27 mars 1880.)

Le titre seul de cette communication figure dans le *Bulletin de la Société philomathique*. J'annonçais à cette époque que, en examinant à une vive lumière la surface d'œufs de Grenouille récemment pondus, j'avais trouvé dans le premier sillon de segmentation un ou deux petits globules transparents que j'assimilais à des globules polaires. En pratiquant des coupes d'œufs non fécondés pris dans la cavité abdominale, avant leur pénétration dans les oviductes, j'avais constaté que la vésicule germinative avait disparu, et qu'à sa place on trouvait un petit noyau que je considérais comme résultant de la transformation de la vésicule germinative et devant produire par sa division les noyaux des globules polaires. M. Duval, en

1883, rappelait, dans une communication à la Société de biologie, mon observation qui se trouve consignée dans mon travail sur le développement de la Truite (p. 20).

En 1886, M. O. Schultze confirmait ma découverte des globules polaires chez les Batraciens et observait la formation d'un fuseau de direction.

18. **Note sur l'existence des globules polaires chez les Crustacés.** (*Bull. de la Soc. philomathique*, 7e série, t. IV, p. 135, 10 avril 1880.)

Hœck, en 1876, signala pour la première fois les globules polaires chez les Balanes. Grobben, en 1879, vit dans l'œuf d'un autre Crustacé, le *Moina rectirostris*, une petite tache claire située au pôle supérieur, enclavée dans le vitellus et qu'il considéra comme un globule polaire aplati par l'enveloppe de l'œuf, exactement appliquée sur le vitellus. Malgré ces deux observations, Balfour admettait encore que les globules polaires étaient à découvrir chez les Arthropodes.

En examinant des œufs d'*Asellus aquaticus*, récemment pondus, j'ai vu, dans l'espace assez large qui sépare le vitellus du chorion, deux petits globules transparents, renfermant quelques granulations et présentant tous les caractères des globules polaires qui s'observent dans les œufs des autres animaux. J'ai même pu voir ces globules se détacher du vitellus. Dans tous les œufs que j'ai étudiés, ces petits globules mesuraient à peu près le même diamètre ; dans quelques œufs ils étaient au nombre de quatre, formant un petit groupe, et ils étaient alors plus petits que dans les œufs où il n'y en avait que deux ; il est probable que dans ce cas les deux globules s'étaient divisés.

Ces globules persistent quelque temps et ne disparaissent que lorsque le vitellus est déjà divisé en une dizaine de segments. Les premiers sillons de segmentation se dessinant simultanément autour de noyaux qui émigrent à la surface des vitellus, les glo-

bules polaires ne jouent ici aucun rôle relativement à la production du premier sillon de segmentation et ne peuvent être regardés comme des corpuscules directeurs.

On sait que ce n'est que quelques années plus tard que MM. Weismann (1885) et Blochmann (1887) établirent définitivement l'existence des globules polaires chez les Crustacés et les Insectes et montrèrent qu'ils proviennent, comme chez les autres animaux, de la division do la vésicule germinative.

19. **Note sur la vésicule de Balbiani.** (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, p. 68, 5 févr. 1887, et *Bull. de la Soc. Philomathique*, 7e série, t. XI, p. 116, 12 févr. 1887.)

20. **Le corps vitellin de Balbiani dans l'œuf des Vertébrés.** (*Jour. de l'Anat. et de la Physiol.*, t. XXIX, p. 1, avec 1 pl., janv.-févr. 1893.)

Dès 1864, M. Balbiani avait appelé l'attention des embryogénistes sur un corps intraovulaire, bien distinct de la vésicule germinative, corps découvert, en 1845, par von Wittich dans l'œuf ovarien des Araignées, et qui a été désigné sous les noms de *noyau vitellin* (Dotterkern), de *vésicule embryogène*, de *vésicule de Balbiani*. Depuis cette époque, l'existence de ce corps a été tour à tour niée ou affirmée par différents observateurs et sa signification morphologique a été très diversement interprétée.

Fig. 45. — Jeunes follicules de Graaf d'un jeune Rat ; dans chaque ovule, le corps vitellin, *CV*, montre nettement son corps central.

Pendant longtemps on n'a étudié la vésicule embryogène que sur des préparations extemporanées et sans employer de réactifs

histologiques. J'ai repris son étude dans les divers groupes des

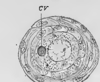


Fig. 46. — Jeune follicule de Graaf de Pipistrelle. Le corps vitellin, *CV*, noirci par l'acide osmique, est en voie de dégénérescence. Le vitellus renferme des grains chromatiques (pyrénosomes).

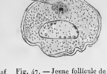


Fig. 47. — Jeune follicule de *Rana temporaria*, dont l'ovule renferme un corps vitellin, *CV*.

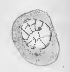


Fig. 48. — Jeune ovule de *Rana esculenta* montrant à côté de la vésicule germinative le corps vitellin sous forme de croissant, avec un corps central coloré.

Vertébrés sur des ovaires fixés de diverses manières, et en faisant usage de plusieurs réactifs colorants, permettant d'obtenir une différenciation des parties constituantes de l'ovule.

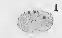


Fig. 49. — Corps vitellin de *Rana temporaria*. — 1, traité par le liquide de Ripart et Petit et coloré par la safranine. — 2, examiné à l'état frais dans la solution de Pictet. — 3, traité par le liquide d'Hermann, le permanganate de potasse et la safranine.

Après avoir montré que les nombreux auteurs qui ont étudié cette question ont décrit sous le nom de noyaux vitellins, des formations intra-vitellines très variables, de nature très différente, et nullement comparables entre elles, j'ai, dans mon mémoire de 1893, exposé en détail les résultats de mes recherches personnelles qui m'ont conduit à formuler les conclusions suivantes :

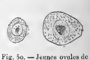
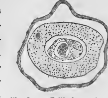


Fig. 50. — Jeunes ovules de Syngnathe montrant la genèse du corps vitellin sous forme d'un globule chromatique, d'abord au contact de la vésicule germinative, puis à une certaine distance dans le vitellus.

Le *corps vitellin de Balbiani* (noyau vitellin, vésicule embryogène) est un élément figuré de l'œuf qui peut s'obser-

ver chez des animaux appartenant à toutes les classes du règne animal, et dont l'existence est à peu près constante dans une espèce donnée.

Sa constitution, bien que présentant d'assez nombreuses variations, consiste en un corps central entouré d'une zone de protoplasma plus ou moins modifiée, ce qui donne à l'ensemble l'apparence d'un élément cellulaire. Il n'apparaît que lorsque l'ovule primordial a cessé de se multiplier et commence à s'accroître. Il provient de la vésicule germinative et paraît être constitué par de la substance nucléolaire, dont il partage les réactions vis-à-vis des matières colorantes. Il disparaît en général de bonne heure chez les Vertébrés, alors que l'œuf est encore peu développé, mais chez certains Invertébrés, il peut persister dans l'œuf mûr et se retrouver même chez l'embryon.


Fig. 51. — Follicule ovarien de Syngnathe avec un ovule renfermant le corps vitellin, constitué par un amas de granulations colorées, accolé à un amas de granulations incolores.

C'est un organe ancestral qui, avec les éléments nucléolaires de la vésicule germinative, correspond au macronucléus des Infusoires, le micronucléus étant représenté par le réseau chromatique, prenant seul part aux phénomènes de fécondation.

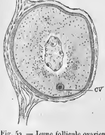


Fig. 52. — Jeune follicule ovarien de Truite dont l'ovule renferme un corps vitellin, *CV*.

Dans mes *Leçons sur la cellule,* tout en maintenant mes conclusions relatives à la constitution du corps vitellin, j'ai reconnu que l'interprétation, donnée par M. Balbiani et quelques autres biologistes, de cet élément, à savoir

son identification avec un centrosome et une sphère attractive dégénérée, est peut-être plus rationnelle et plus acceptable que

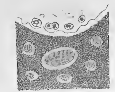


Fig. 53. — Fragment de la coupe d'un ovule de *Rana temporaria* montrant la genèse des tablettes vitellines dans des amas nettement circonscrits de protoplasma. A la partie supérieure de la figure, on voit une portion de la vésicule germinative avec les nucléoles et les chromosomes, formés de granulations disposées en séries Liquide de Ripart et Petit; safranine.

la mienne, mais qu'elle demande à être appuyée sur de nouvelles recherches.

21. **Sur la fragmentation parthénogénésique des ovules pendant l'atrésie des follicules de Graaf.** (*Comptes rendus de l'Acad. des Sc.*, t. CXVI, p. 1157, 15 mai 1893, et *Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, p. 100, 15 mai 1893.)

22. **Recherches sur l'atrésie des follicules de Graaf chez les Mammifères et quelques autres Vertébrés.** (*Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, t. XXX, p. 1, avec 2 pl., janv.-févr. 1894.)

Les nombreux ovules contenus dans un ovaire n'arrivent pas tous à maturité : beaucoup d'entre eux subissent une régression physiologique qui amène leur disparition. Pendant longtemps on n'a connu qu'un seul mode de régression de l'ovule : la dégénérescence graisseuse. M. Slaviansky le premier a fait connaître l'atrophie de l'œuf par l'oblitération du follicule résultant de l'organisation d'un tissu conjonctif reticulé et sclérosé. M. Flemming, en 1885,

a décrit un mode particulier de dégénérescence, la chromatolyse, qui intéresse d'abord les noyaux des cellules de la granulosa ; il a trouvé, dans beaucoup de follicules en voie de dégénérescence chromatolytique, des ovules présentant un fuseau directeur et quelquefois un globule polaire. Enfin M. Paladino a appelé l'attention sur un quatrième mode de disparition de l'ovule : la dégénérescence hyaline.

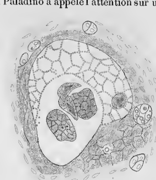


Fig. 54. — Coupe d'un follicule de Graaf de Rat en dégénérescence chromatolytique et fragmentaire. L'ovule a perdu sa membrane vitelline ; son vitellus est segmenté en quatre masses dont deux renferment deux fuseaux karyodiérétiques.

Les recherches que j'ai faites sur les ovules de plusieurs Mammifères (Rat, Souris, Rinolophe, Chat, Musaraigne, etc.), m'ont amené à considérer un nouveau mode de régression dans lequel le vitellus se divise en un certain nombre de masses, qui rappellent les blastomères d'une véritable segmentation. Ce processus de régression, auquel j'ai donné le nom de *dégénérescence par fragmentation*, doit être regardé comme la dernière phase de la chromatolyse de l'ovule.

La dégénérescence chromatolytique de l'ovule des Mammifères, qui se traduit généralement par la formation d'un fuseau directeur et d'un globule polaire, peut dans certains cas amener un commencement de segmentation irrégulière, parthénogénésique. La chromatine de la vésicule se résout en petites masses irrégulières qui se dispersent dans le vitellus, de même que dans la chromatolyse des cellules folliculaires. Chaque masse chromatique se comporte alors

comme un petit noyau et donne naissance à une figure karyodiérétique rudimentaire, composée d'un petit nombre de chromosomes et d'un nombre correspondant de filaments achromatiques. Ces figures ne sont pas accompagnées de centrosomes. Le vitellus se fragmente en masses le plus souvent inégales, dont les unes renferment une ou plusieurs figures karyodiérétiques, dont les autres en sont dépourvues. A l'inverse de ce qui a lieu dans la fragmentation normale, il se produit, pendant la fragmentation parthénogénésique de l'ovule, une dissociation entre la division du noyau et celle du vitellus.

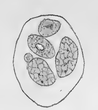


Fig. 55. — Autre coupe de l'ovule de la figure 54, montrant un blastomère avec un noyau dont la substance chromatique forme une couche continue en dedans de la membrane.

Le processus de l'atrophie est très variable d'un follicule à l'autre chez un même animal et dans un même ovaire. Il résulte, en effet, de mon étude, qu'on rencontre le plus souvent dans un même ovaire plusieurs modes de dégénérescence. Toutefois certains modes paraissent être plus fréquents que d'autres,




Fig. 56. — Trois coupes successives d'un ovule de Rat en dégénérescence fragmentaire, montrant des figures karyodiérétiques réduites, et une structure bacillaire du protoplasma.

chez quelques espèces de Mammifères ; c'est ainsi que la dégénérescence chromatolytique est la plus commune chez le Rat, tandis que chez la Chatte c'est la dégénérescence graisseuse qui prédomine. Enfin les différents processus dégénérateurs peuvent se

montrer associés dans un même ovule et dans un même follicule : dégénérescences chromatolytique et graisseuse ; dégénérescences chromatolytique et hyaline ; dégénérescences graisseuse et hyaline ; etc.

Chez les Mammifères, les cellules de la granulosa et les leucocytes ne pénètrent dans l'ovule qu'aux derniers stades de la régression, et très souvent l'ovule s'atrophie sans que des éléments cellulaires prennent part au processus de régression. Dans les œufs riches en vitellus nutritif des autres Vertébrés que j'ai examinés (Oiseaux, Reptiles, Amphibiens), la dégénérescence s'accompagne normalement de la pénétration d'un grand nombre de cellules migratrices qui jouent le rôle de phagocytes et activent la destruction du vitellus; celui-ci peut au préalable se fragmenter, comme chez les Mammifères.

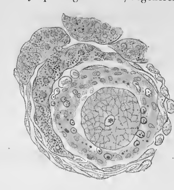


Fig. 57. — Coupe d'une follicule de Graaf de Rat en voie de dégénérescence chromatolytique. Les cellules de la granulosa ont perdu leurs limites nettes. Beaucoup de leurs noyaux sont en chromatolyse. La vésicule germinative contient des chromosomes en forme de bâtonnets réunis en son centre.

Poissons osseux.

23. **Notes sur quelques faits relatifs aux premiers phénomènes du développement des Poissons osseux.** (*Bull. de la Soc. philomathique*, 7e série, t. IV, p. 132, 10 avr. 1880.)

24. **Formation du germe dans l'œuf des Poissons osseux.** (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, p. 215, 15 juin 1880.)

25. **Division des noyaux et formation des cellules dans le parablaste des Poissons osseux.** (*Ibid.*, p. 142, 25 févr. 1882.)

26. **Développement du système nerveux, de la corde dorsale et du mésoderme chez la Truite.** (*Ibid.*, p. 755, 9 déc. 1882.)

27. **Sur la formation des feuillets embryonnaires chez la Truite.** (*Comptes rendus de l'Acad. des Sc.*, t. XCV, p. 1297, 13 déc. 1882.)

28. **De la ligne primitive des Poissons osseux.** (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, p. 702, 13 déc. 1884.)

29. **Sur la ligne primitive des Poissons osseux.** (*Zoologischer Anzeiger*, t. VIII, p. 103, 1885.)

30. **Sur le mode d'accroissement de l'embryon des Poissons osseux.** (*Comptes rendus de l'Acad. des Sc.*, t. CIV, p. 83, 3 janv. 1887.)

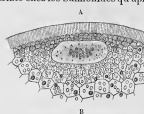
31. **Recherches sur le développement des Poissons osseux. Embryogénie de la Truite.** (*Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, t. XXIV, p. 413 et 525 avec 4 pl., 1888.)

Malgré les travaux nombreux auxquels avait donné lieu l'embryogénie des Poissons osseux, beaucoup de points de cette étude étaient encore obscurs et les auteurs étaient loin d'être d'accord sur un certain nombre de questions très importantes tant au point de vue du développement particulier des Poissons qu'au point de vue de l'embryogénie générale. C'est ce qui m'a engagé à entreprendre l'embryogénie de la Truite, en utilisant les procédés de la technique moderne. Je me suis borné dans cette étude aux premiers stades du développement, depuis la ponte et la fécondation de l'œuf, jusqu'au moment où le blastoderme a recouvert la totalité

du vitellus. Ce stade caractéristique est très important chez les Salmonides, car il correspond à la formation des organes les plus essentiels.

Je me bornerai à signaler ici brièvement les faits les plus intéressants qui ont été établis par mes recherches.

Suivant les premiers observateurs qui avaient étudié l'œuf des Téléostéens, le germe ne serait visible chez les Salmonides qu'après la fécondation. J'ai montré que le germe existe déjà avant la ponte, mais que l'œuf subit une transformation remarquable au moment où il quitte l'ovaire. Si l'on examine, en effet, un œuf ovarien quelque temps avant la rupture du follicule, on voit dans la région micropylaire la vésicule germinative située près de la surface de l'œuf. Cette vésicule est entourée de petits globules, à contenu finement granuleux, qui augmentent de volume à mesure qu'on s'éloigne de la vésicule germinative. Les éléments granuleux sont bientôt remplacés par des vésicules plus grosses, transparentes, renfermant quelques vacuoles et de petits globules réfringents se colorant en noir par l'acide osmique. Les globules granuleux sont les éléments plastiques de l'œuf et les vésicules transparentes constituent la partie nutritive ; les éléments plastiques sont dans l'œuf ovarien distincts des éléments nutritifs, et rassemblés autour



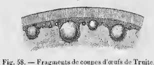


Fig. 58. — Fragments de coupes d'œufs de Truite. — A, œuf ovarien, région du germe. Au-dessous du chorion se trouvent les globules plastiques finement granuleux entourant la vésicule germinative, au centre de laquelle sont réunies les taches germinatives. Au bas de la figure sont les globules vitellins renfermant des gouttelettes huileuses de couleur noire. — B, œuf pondu. Au-dessous du chorion se trouve la couche corticale finement granuleuse avec de gros globules graisseux.

de la vésicule germinative on n'en trouve pas dans le reste de l'œuf.

Les œufs ovariens de Gymnote m'ont permis de suivre la formation des éléments plastiques et des éléments vitellins.

Après la déhiscence du follicule ovarien, l'œuf de Truite, tombé dans la cavité abdominale, présente un tout autre aspect. La vésicule germinative a disparu ; les éléments constituant la partie nutritive se sont fusionnés et ne forment plus qu'une masse visqueuse homogène. Les globules huileux se sont rassemblés à la périphérie de l'œuf et constituent de grosses gouttelettes réfringentes de volume variable, plus nombreuses dans la région micropylaire que dans le reste. Enfin, les éléments plastiques se sont aussi fusionnés en une masse finement granuleuse, irrégulièrement étalée au-dessous du micropyle : c'est le germe.

Fig. 59. — Globules vitellins d'un œuf ovarien de Gymnote à différents états de développement, examinés à l'état frais par dissociation.

Les œufs de Truite pondus dans l'eau perdent en moins d'une heure la propriété d'être fécondés, mais, conservés dans l'air humide, ils peuvent encore être fécondés après deux, trois et quatre jours.

Les premières phases de la segmentation chez les Poissons osseux sont régulières et le stade VIII présente un aspect tout particulier, caractérisé par la disposition des huit segments sur deux rangs parallèles.

Chez la Truite, on retrouve assez souvent ce type régulier de segmentation, mais j'ai signalé un autre type dérivé du premier et se rapprochant plus de celui qui s'observe chez les Batraciens : c'est le type ranoïde. J'ai noté également de nombreuses variations dans les premiers stades de la segmentation, de telle sorte qu'on

ne peut attacher d'importance, du moins chez la Truite, à la disposition des premiers sillons de segmentation par rapport à la topographie ultérieure de l'embryon.

Les premiers sillons de segmentation s'étendent jusqu'à la face profonde du germe ; mais, dès le stade VIII, il se produit des sillons parallèles à la surface qui détachent des segments superficiels. La segmentation continue à se faire par division indirecte des cellules, les blastomères profonds restant longtemps plus volumineux que les autres.

Je me suis surtout attaché à suivre les phénomènes qui se passent dans la couche protoplasmique sous-jacente au germe (couche intermédiaire de Van Bambeke, périblaste de Agassiz et Whitman, parablaste de Klein). Cette couche, chez la Truite, ne devient bien apparente que lorsque la segmentation est déja assez avancée ; elle se forme à la périphérie du germe, aux dépens d'une zone protoplasmique très mince, entourant celui-ci et se continuant avec la couche corticale qui enveloppe le vitellus. Le parablaste s'épaissit et s'étend au-dessous du germe segmenté qu'il finit par séparer du vitellus. Pendant sa différenciation, des noyaux provenant des cellules de segmentation s'y multiplient d'abord par mitose, puis par division directe. Le parablaste doit être considéré comme une portion du germe qui ne prend pas part à la segmentation et dans laquelle la multiplication des noyaux n'est pas suivie d'une division de la masse protoplasmique. Cependant, à un moment donné, on peut voir se différencier dans le parablaste de véritables cellules qui s'ajoutent au germe segmenté.

Quand le parablaste est constitué, le germe se soulève au-dessus de lui ; il s'amincit en même temps dans sa partie centrale, de telle sorte qu'il se forme, entre le germe et le parablaste, une cavité, la *cavité germinative*, remplaçant la cavité de segmentation.

Le germe, à la fin de la segmentation, a la forme d'une coupe

ou d'un verre de montre épais renversé sur le parablaste ; il est constitué par une couche de cellules superficielles cylindriques, la *couche enveloppante*, et par plusieurs couches de cellules profondes, arrondies ou polyédriques, représentant l'ectoderme. Celui-ci est plus épais sur le côté du germe où apparaîtra l'embryon. En ce point, par suite de la prolifération des cellules, le bord de l'ectoderme se replie en dedans, vers la cavité germinative, à la surface du parablaste, et forme ainsi l'endoderme primaire. La réflexion de l'ectoderme a lieu sur tout le bord du germe, mais elle est peu marquée en dehors de la région embryonnaire. La couche enveloppante ne prend pas part à cette réflexion.

La durée de l'incubation étant très variable, on ne peut établir, pour le développement de l'embryon, des stades se rapportant à un nombre déterminé de jours et d'heures. J'ai établi, entre le moment de l'apparition de l'embryon sur le bord du germe et celui où le blastoderme a recouvert entièrement le vitellus, huit stades que j'ai désignés par les premières lettres de l'alphabet, et caractérisés par la forme de l'embryon ou par l'apparition d'organes importants.

Œllacher avait appelé l'attention sur une petite saillie qui apparaît de très bonne heure à la partie postérieure du futur embryon, sur le bord externe du disque blastodermique, saillie qu'il avait appelée le *bourgeon caudal*. J'ai constaté que la structure de ce bourgeon est identique à celle de la tête de la ligne primitive des Vertébrés supérieurs, et j'ai montré que le sillon médullaire ne se forme qu'en avant du bourgeon caudal. En me basant sur ces faits, ainsi que sur les rapports de l'embryon avec le disque blastodermique, j'ai été conduit à admettre que l'apparition de l'embryon des Téléostéens est précédée comme chez les Amniotes de la formation d'une ligne primitive très courte, qui n'est autre chose que le bourgeon caudal. Cette conception de la ligne primitive des Poissons osseux est absolument différente de celle de M. von Kupffer,

qui, ainsi que je l'ai prouvé en 1885, a considéré comme ligne primi-

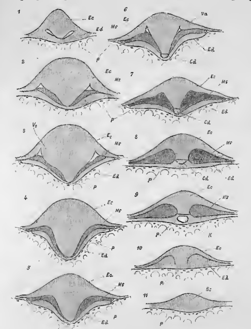


Fig. 60. — Coupes transversales d'un embryon de Truite du stade *F*. — *Ec*, ectoderme. — *Ms*, mésoderme. — *Ed*, endoderme. — *Cd*, corde dorsale. — *K*, vésicule de Kupffer. — *Vo*, vésicule optique. — *Va*, vésicule auditive. — *Bc*, bourgeon caudal. — *P*, parablaste. — Le mésoderme est plus fortement teinté que les deux autres feuillets. Les coupes sont disposées en série, suivant l'ordre numérique, de la tête à la partie postérieure de l'embryon.

tive le sillon médullaire à un stade où il présente déjà de chaque côté des protovertèbres.

C'est en avant du bourgeon caudal, ou ligne primitive, que se différencient les feuillets blastodermiques secondaires, le mésoderme et l'endoderme définitif. Le mésoderme se forme d'arrière en avant, et de chaque côté de l'axe longitudinal embryonnaire, par simple délamination de l'endoderme primaire, en même temps que la corde dorsale se sépare de ce dernier sur la ligne médiane. Ce qui reste de l'endoderme primaire devient l'endoderme définitif.

Pendant le développement ultérieur de l'embryon, la partie du blastoderme qui ne prend pas part à sa formation, s'étend à la surface du vitellus, et le bourrelet blastodermique, constitué seulement par l'ectoderme et l'endoderme primaire, entoure le blastopore vitellin. Quand celui-ci se ferme, la masse cellulaire résultant de la fusion des lèvres du blastopore, s'ajoute à la partie postérieure de l'embryon et se soude au bourgeon caudal.

J'ai suivi, avec plus de soin que ne l'avaient fait mes devanciers, le développement des principaux organes, entre autres celui du système nerveux, de la vésicule de Kupffer, du cœur et de l'intestin.

De bonne heure apparaît à la face dorsale de l'embryon, sur la ligne médiane, un sillon longitudinal qui correspond à la gouttière nerveuse des autres Vertébrés; mais, chez les Téléostéens, cette gouttière disparaît de bonne heure par un processus spécial. Les bords des sillons ne se rapprochent pas par leur partie supérieure pour former un canal, ni par leur face interne, pour constituer une fente virtuelle, comme l'a dit Calberla; ils se rapprochent par leur partie profonde, de sorte que le fond de la gouttière est soulevé et arrive finalement au même niveau que les bords; il y a plutôt ici évagination qu'invagination. Il résulte de ce mode de formation que l'axe nerveux est primitivement un cordon cellulaire plein, dans lequel n'apparaît que plus tard une cavité, par écartement des

cellules centrales. Les dépendances du système nerveux central,

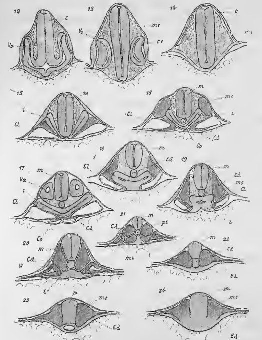


Fig. 61. — Coupes transversales d'un embryon de Truite du stade *H*. — *C*, cerveau. — *m*, moelle épinière. — *Ms*, mésoderme. — *Ed*, endoderme. — *Cd*, corde dorsale. — *K*, vésicule de Kupffer. — *Cl*, cœlome. — *Co*, cœur. — *Mi*, masse intermédiaire. — *W*, canal de Wolff. — *pt*, protovertèbres. — *I*, intestin. — *Vo*, vésicule optique. — *Cr*, cristallin. — *Va*, vésicule auditive. — Le mésoderme est plus fortement teinté que les deux autres feuillets. Les coupes sont disposées en série, suivant l'ordre numérique, de la tête à la postérieure de l'embryon.

les vésicules optiques, les vésicules auditives, etc., apparaissent

aussi comme des bourgeons pleins de l'axe, et ne renferment de cavité qu'à un stade avancé du développement.

La formation la plus précoce et la plus intéressante de l'endoderme secondaire est l'organe que j'ai appelé la *vésicule de Kupffer*, du nom de l'auteur qui a attiré la première fois l'attention sur lui. Cette vésicule apparaît immédiatement en avant du bourgeon caudal, à la partie postérieure de la corde dorsale; elle repose immédiatement sur le parablaste et, chez la Truite, elle est entièrement close. Sa signification morphologique a été très diversement interprétée par les auteurs. Je l'ai considérée comme la partie postérieure du tube digestif, correspondant à la partie inférieure du canal neurentérique des autres Vertébrés, et représentant en même temps une sorte d'allantoïde rudimentaire.

Le développement de l'intestin moyen, aux dépens de l'endoderme secondaire, se fait par deux processus différents, suivant les régions. La partie antérieure, au niveau des fentes branchiales, se forme, comme chez les autres Vertébrés, par deux replis de l'endoderme qui se rapprochent et se soudent sur la ligne médiane ventrale. En arrière de cette région, l'intestin apparaît comme un épaississement médian de l'endoderme, qui se creuse plus tard d'une cavité de la même manière que le système nerveux. Le cœur a une double origine, comme chez les Oiseaux et les Mammifères; il se produit un tube endothélial à la partie interne de chaque splanchnopleure et ces tubes se fusionnent sur la ligne médiane. L'endothélium cardiaque, de même que les parois musculaires, proviennent donc du mésoderme, contrairement à l'opinion de M. C.-K. Hoffmann, qui le fait dériver de l'endoderme.

Le parablaste ne prend aucune part à la formation de l'endoderme ni d'aucun organe. Il suit l'extension du blastoderme et de l'embryon à la surface du vitellus et joue le rôle d'un organe de nutrition, assimilant les éléments vitellins pour les transmettre à

l'embryon. Certains des noyaux parablastiques subissent une dégénérescence chromatolytique, et leurs fragments, s'entourant d'une petite couche de protoplasma, constituent des globules parablastiques qui pénètrent dans les tissus de l'embryon et servent probablement aussi à leur nutrition.

Le mode d'accroissement de l'embryon chez les Téléostéens a donné lieu à plusieurs opinions très différentes : celle de Kupffer qui admet que le blastoderme descend progressivement sur le vitellus, son centre restant fixe à l'un des pôles de l'œuf, et l'embryon s'accroissant par intussusception; celle de Œllacher, pour qui le bourgeon caudal de l'embryon ne change pas de place et la partie céphalique s'accroît en suivant le blastoderme dans son extension; celle de His, ou théorie de la concrescence, d'après laquelle l'extrémité céphalique reste fixée en un point déterminé du vitellus, et l'embryon s'allonge aux dépens des deux parties d'une anse du bord épaissi du blastoderme, qui s'accolent d'avant en arrière : le bourrelet blastodermique tout entier se trouvant ainsi amené le long de la ligne axiale de l'embryon pour constituer le corps de ce dernier.

J'ai cherché à démontrer par des mesures précises, et en m'appuyant sur une série d'arguments tirés de la situation respective des différents organes, que la théorie de la concrescence est inadmissible pour les Poissons osseux. J'ai admis avec von Kowalewski que, jusqu'au moment de la différenciation des feuillets, le blastoderme s'accroît également par toute sa périphérie, suivant le schéma de Kupffer; mais que, lorsque les feuillets sont constitués, l'extrémité caudale reste fixée sur un point du vitellus, et que par conséquent, à partir de ce moment, l'extension du blastoderme se fait suivant le schéma de Œllacher. Les recherches expérimentales récentes de Morgan et de Kopsch sont venues confirmer ma manière de voir.

De mes études sur l'embryogénie de la Truite, il résulte que ce qui caractérise l'ontogénie des Poissons ossoux, c'est ce que j'ai appelé le *développement massif*. Tandis que chez les autres Vertébrés, les différents organes, système nerveux, tube digestif, etc., se forment par invagination des feuillets blastodermiques, chez les Téléostéens les organes prennent naissance par un épaississement local ou sous forme de bourgeons pleins de ces feuillets. Les cavités des organes au lieu d'être primitives sont secondaires.

Si les traits généraux du développement des Téléostéens sont communs à toutes les sous-classes des Poissons, la constitution de l'œuf, la formation de la gastrula, la présence d'une ligne primitive rudimentaire, la formation massive des organes, indiquent que le groupe des Téléostéens représente une branche divergente du phylum des Poissons. Les données embryogéniques corroborent celles que nous fournit l'anatomie comparée; elles montrent que, si sous certains rapports les Téléostéens constituent un type dégradé des Poissons, on trouve cependant chez eux les premiers indices distinctifs des Vertébrés supérieurs.

Insectes.

32. **Contribution à l'embryogénie des Chalcidiens.** Note préliminaire. (*Bull. de la Soc. philomathique*, 8ᵉ série, t. III, p. 164, 11 juill. 1891.)

33. **Contribution à l'embryogénie des Chalcidiens.** (*Comptes rendus de l'Acad. d. Sc.* t. CXIV, p. 133, 18 janv. 1892.)

Les observations relatives à l'embryogénie des Hyménoptères entomophages sont encore peu nombreuses, aussi, bien que mes recherches sur le développement du *Smicra clavipes*, Chalcidien

parasite des larves de *Stratiomys strigosa*, renferment des lacunes, j'ai cru devoir les publier.

Les plus jeunes œufs que j'ai examinés mesuraient $0^{mm},15$ de long sur $0^{mm},05$ de large. Leur chorion est très mince et entièrement homogène; son intérieur est tapissé par une membrane cellulaire formée d'une seule couche de petits éléments aplatis. En

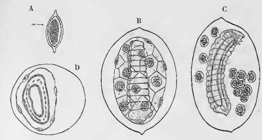


Fig. 62. — Quelques stades du développement de l'œuf de *Smicra clavipes*. — A, œuf à la fin de la segmentation, montrant, de dehors en dedans, le chorion, la couche amniotique et la masse vitelline segmentée. — B, embryon entouré de la couche amniotique formée de grandes cellules aplaties. — C, embryon plus avancé avec les cellules de la couche amniotique désagrégées et en dégénérescence graisseuse. — D, coupe transversale d'un œuf contenant un embryon avancé montrant la couche amniotique et les trois feuillets embryonnaires. Les figures A, B et C ont été dessinées au même grossissement.

dedans de cette membrane, un espace clair, rempli de liquide, entoure une masse cellulaire allongée, pleine, résultant de la segmentation totale du vitellus. La membrane cellulaire résulte probablement d'une différenciation très précoce de la périphérie du vitellus segmenté, et constitue une membrane embryonnaire comparable à celle des Scorpions et des *Polyxenus*.

L'œuf augmente ensuite considérablement de volume; il devient trois cents fois plus gros et pourtant son chorion, qui s'est augmenté en même temps, a conservé la même épaisseur qu'auparavant. Il n'est baigné d'un côté que par le sang de la larve de *Stra-*

tiomys, de l'autre par le liquide périvitellin ; il faut donc admettre qu'il a augmenté par intussusception.

Pendant l'accroissement du volume de l'œuf, les cellules de la membrane, qui forme un pseudo-amnios, ne se multiplient pas et ne font que s'aplatir en prenant de très grandes dimensions. Quelque temps avant l'éclosion de l'œuf, ces cellules se désagrègent et prennent une forme à peu près sphérique ; elles entrent en dégénérescence, leur protoplasma se chargeant de gouttelettes graisseuses. Au moment de la sortie de la jeune larve de l'œuf, les cellules dégénérées du pseudo-amnios se répandent dans la cavité du corps de l'hôte : il est possible qu'elles soient mangées plus tard par les larves parasites.

Les feuillets blastodermiques, ectoderme et entoderme, prennent naissance par délamination de la masse cellulaire centrale qui se creuse en même temps d'une cavité. Des éléments mésodermiques apparaissent plus tard entre les deux feuillets primaires, probablement aux dépens de cellules se détachant de ces deux feuillets.

Quand la larve la *Smicra* éclot, elle présente à peu près la même constitution que celle de l'*Encyrtus fuscicollis* décrite par M. Bugnion.

34. **Les modes de reproduction des Insectes.** (*Bull. de la Soc. philomathique*, 9[e] série, t. I, n° 2, p. 41, 1899.)

35. **Le corps adipeux chez les Muscides pendant l'histolyse.** (*Comptes rendus de l'Acad. des Sciences*, t. CXXXI, p. 908, 26 nov. 1900.)

36. **Les Insectes, morphologie, reproduction, embryogénie.** Leçons faites au Collège de France, recueillies par MM. A. Lécaillon et G. Poirault. 1 vol. gr. in-8°. 650 p., 550 fig. et 4 pl. en couleurs. Paris, 1901. C. Naud. (Sera mis en vente en déc. 1901.)

Mon ouvrage sur les Insectes, résumé de trois de mes cours au Collège de France, constitue une sorte d'introduction aux études entomologiques dans le genre de ceux de Lacordaire (Introduction à l'entomologie) et de Kolbe (Einfürhung in die Kenntniss der Insekten) et en est pour ainsi dire le complément. Tandis que ces

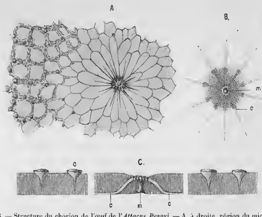


Fig. 63. — Structure du chorion de l'œuf de l'*Attacus Pernyi*. — A, à droite, région du micropyle; à gauche, région présentant des entonnoirs superficiels. — B, région micropylaire vue par la face interne; *m*, micropyle; *c*, canalicules obliques. — C, coupe du chorion à travers le micropyle *m*; *c*, canalicules obliques; à droite et à gauche de la région micropylaire, coupe du chorion au niveau des entonnoirs, *e*.

auteurs, surtout Kolbe, ne se sont occupés que de la morphologie des Insectes, je me suis surtout attaché à développer les parties relatives à la reproduction et au développement embryonnaire et postembryonnaire.

Dans les quatre premiers chapitres, je rappelle brièvement les traits principaux de l'organisation externe et interne des Insectes adultes, en insistant principalement sur la structure du système

nerveux et la constitution des organes reproducteurs, dont la description est écourtée dans l'ouvrage de Kolbe.

Après avoir résumé l'état de nos connaissances sur les caractères sexuels secondaires, le dimorphisme et le polymorphisme chez les Insectes, j'expose les divers modes de reproduction parthénogénésique qu'on peut trouver chez ces animaux et je distingue les formes suivantes :

Tychoparthénogenèse = parthénogenèse accidentelle (Bombycides Tenthrédinides *pro parte,* etc.).

Homoparthénogenèse
- Thélytoque : production de femelles par parthénogenèse (?) (Tenthrédinides *pro parte*).
- Arrhénotoque : production de mâles par parthénogenèse (Apides et Vespides sociaux).

Hétéroparthénogenèse ou parth. cyclique
- Régulière (Cynipides, Aphides, Phylloxérides.
- Irrégulière (Psychides, Tenthrédinides).

Pædoparthénogenèse = progenèse parthénogénésique (Cécidomyides, Chironomides).

A ces modes, si l'on ajoute la reproduction uniquement sexuelle qui est la règle pour la grande majorité des Insectes et la reproduction sexuelle cyclique dimorphe du *Cynips calicis*, découverte par M. Beijérinck, et qui existe aussi probablement dans d'autres espèces, on a les divers modes de reproduction actuellement connus chez les Insectes.

Deux chapitres sont consacrés à l'accouplement, la ponte des œufs, la constitution des éléments reproducteurs, spermatozoïdes et œufs, à la maturation et à la fécondation de l'œuf.

La segmentation de l'œuf, la formation de l'embryon et l'organo-

génie sont traitées avec détail. J'insiste sur le mode de formation des membranes embryonnaires, les phénomènes de blastokinèse et le développement des organes génitaux, d'après les travaux de MM. Wheeler et Heymons, ainsi que sur les recherches de mon assistant, M. Lécaillon, relatives à l'embryologie des Chrysomélides, recherches qui confirment celles de M. Heymons et présentent un grand intérêt au point de vue de l'embryogénie générale, parce qu'elles établissent que, chez la majorité des Insectes, ce qui représente l'endoderme des autres Métazoaires ne prend aucune part à la constitution de l'intestin moyen.

Le développement postembryonnaire comprend l'étude des larves, des nymphes et des phénomènes intimes de la métamorphose.

Avec la majorité des embryologistes, je désigne sous le nom d'*embryon* l'animal contenu dans l'œuf et sous celui de *larve* l'animal au sortir de l'œuf, n'ayant pas revêtu sa forme

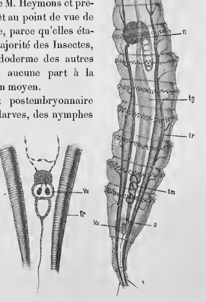


Fig. 64. — A, larve de Diptère indéterminée. — *a*, anus; *am*, armature buccale; *b*, bouche; *n*, système nerveux; *tg*, tube digestif; *tm*, tubes de Malpighi; *tr*, tronc trachéen; *Vx*, organe énigmatique. — B, organe énigmatique isolé, entre les troncs trachéens, et grossi.

définitive, qu'il soit pourvu d'organes qui disparaissent à l'état adulte, ou qu'il ne possède pas certains organes qui n'existent qu'à l'état adulte. Adoptant la manière de voir de M. Giard, j'ap-

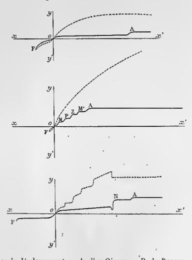


Fig. 65. — Courbes du développement. — A, d'un Oiseau. — B, du *Pæneus*. — C, d'un Papillon. La ligne ponctuée représente la courbe relative à l'accroissement de taille; la ligne pleine, la courbe relative aux changements de forme extérieure. — F, moment de la fécondation de l'œuf. — O, moment de l'éclosion de l'œuf. — M, P, Z, M', stades de métanauplius, de protozoée, de zoée, de mysis du *Pæneus*. — N, stade de nymphe. — A, état adulte; *xx'*, axe des abcisses; *yy'*, axe des ordonnées.

pelle *transformations* les processus évolutifs continus qui amènent progressivement la larve à l'état adulte, et *métamorphoses* les processus évolutifs discontinus caractérisés par la nécrobiose physiologique de certains tissus ou organes.

Je montre, au moyen de tracés graphiques, la différence que

présentent les évolutions ontogénétiques des divers animaux, d'un

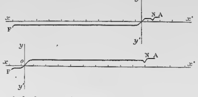


Fig. 66. — Courbes du développement de deux *Bombyx*. — I. *Bombyx mori*. II. *Liparis chrysorrhea*. L'axe *xx'* est divisé en mois ; l'axe *yy'* croise l'axe *xx'* au moment de l'éclosion de l'œuf. — F, moment de la ponte. — N, période nymphale. — A, période de l'état adulte.

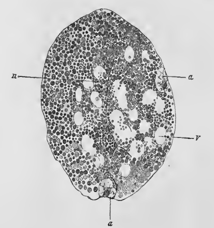


Fig. 67. — Cellule du corps graisseux d'une larve de *Nematus ventricosus*. — *n*, noyau ramifié. — *v*, vacuoles. — *a*, cellules à granulations invaginées dans la cellule graisseuse et pouvant être prises pour des phagocytes.

Oiseau, d'un Crustaeé et d'un Papillon par exemple, et je propose

de désigner sous le nom de *diapauses* les périodes d'arrêt dans l'ontogénie d'un animal, qui s'observent si souvent chez les Insectes, soit pendant la période embryonnaire, soit pendant les périodes larvaire et nymphale.

Dans les ouvrages généraux de zoologie ou d'entomologie, on ne trouve que peu de renseignements sur la morphologie externe et interne des larves et des nymphes. J'ai essayé de combler cette lacune en réunissant les données, relatives à l'anatomie des formes larvaires, qui sont disséminées dans des mémoires spéciaux. J'ai

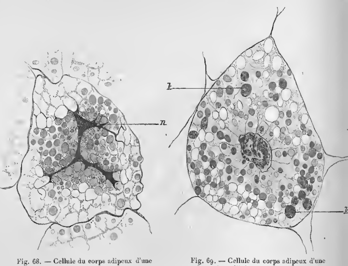


Fig. 68. — Cellule du corps adipeux d'une nymphe d'*Anthonomus pomorum*, avec un noyau ramifié, *n*, et contenant des réserves albuminoïdes sous forme de boules colorables.

Fig. 69. — Cellule du corps adipeux d'une larve de *Calliphora vomitoria*. — *k*, *k*, globules albuminoïdes contenant des parties plus colorables que le reste, et figurant des phagocytes.

exposé aussi ce que l'on sait sur le phénomène de la mue, l'influence de la nourriture et des agents physiques sur les couleurs de la larve et de l'adulte, ainsi que sur la détermination du sexe ; de même pour les nymphes.

La dernière partie de l'ouvrage comprend les phénomènes intimes de la métamorphose, l'histolyse des tissus et la néoformation

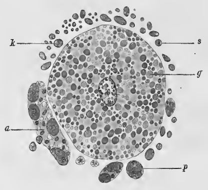


Fig. 70. — Cellule du corps adipeux d'une nymphe très avancée de *Calliphora vomitoria*. — *a*, tissu graisseux imaginal avec caryocytes. — *g*, globule albuminoïde. — *p*, phacocytes ayant ingéré des fragments musculaires. — *k*, leucocyte. — *s*, sarcolyte.

des organes. MM. Kowalevsky, Metchnikoff, Van Rees ont attribué à la phagocytose un rôle capital dans l'histolyse ; suivant eux, la plupart des tissus larvaires, au moment de la nymphose, seraient envahis par les globules sanguins, qui, se comportant comme de véritables amibes, désagrègeraient ces tissus, les absorberaient et les digéreraient. Les recherches récentes de plusieurs auteurs, entre autres celles de M. Berlese, et mes propres observations, ont prouvé que c'est à tort que la phagocytose a été considérée comme le pro-

cessus principal de l'histolyse et qu'elle n'intervient au contraire qu'à la fin de la métamorphose, et encore tout à fait accessoirement.

Le corps graisseux des Muscides, par exemple, qui, d'après M. Kowalesvky, disparaîtrait de bonne heure et serait entièrement dévoré par les phagocytes, persiste pendant la nymphose et n'est



Fig. 71. — Fragment d'une coupe de *Calliphora vomitoria* venant d'éclore, — *t*, testicule entouré du tissu graisseux invaginal, contenant des cellules adipeuses, *a*, et des caryocytes, *b*. — *g*, cellules adipeuses larvaires en voie de dégénérescence.

jamais envahi par les globules sanguins. Il fonctionne au contraire comme organe de nutrition, assimilant des substances albuminoïdes provenant de la destruction des tissus larvaires pour les transmettre, après les avoir élaborées, aux tissus de nouvelle formation.

C'est la mauvaise technique employée par les précédents observateurs qui les a induits en erreur et leur a fait prendre des grains colorés dans les cellules adipeuses pour les noyaux d'amibocytes

qui y auraient pénétré. Tout à fait à la fin de la nymphose, un certain nombre de cellules adipeuses se désagrègent et c'est alors seulement que les amibocytes s'emparent de leur contenu.

J'ai suivi également la disparition du système musculaire et des autres organes chez les Mouches et d'autres Insectes, et j'ai pu constater que la phagocytose n'y joue aussi qu'un rôle secondaire ou nul.

Après avoir décrit l'évolution des disques imaginaux et les phé-

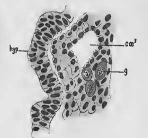


Fig. 72. — *Periplaneta orientalis*. Coupe sagittale de la troisième cavité cœlomique abdominale d'un jeune embryon, montrant les cellules génitales dans la paroi interne de la cavité. — *cœ*³, cavité cœlomique. — *g*, cellule génitale. — *hyp*, hypoderme.

nomènes d'histogenèse chez la nymphe, j'étudie l'ovogenèse et la spermatogenèse, qui commencent chez la larve pour s'achever chez l'adulte.

De même que dans mes *Leçons sur la cellule*, je me suis efforcé, dans cet ouvrage, d'être au courant aussi bien des travaux anciens que des recherches les plus récentes. Mais il ne suffit pas d'exposer les travaux des autres, il faut être à même de les juger et de les critiquer. Chaque fois que j'ai pu me procurer les matériaux nécessaires, j'ai examiné moi-même les questions contro-

versées, afin de pouvoir me faire une opinion personnelle. Parmi les recherches originales qui figurent dans ce livre, je mentionne-

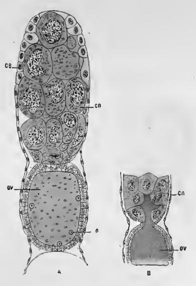


Fig. 73. — Fragments de coupes longitudinales de gaines ovariques de l'Abeille reine. — A, chambre à cellules vitellogènes, *cn*, suivie d'une chambre ovulaire. — *ce*, cellules épithéliales se transformant en cellules vitellogènes. — *ov*, ovule. — *n*, noyaux de Blochmann. — B, figure montrant le pédicule de l'œuf, *ov*, pénétrant au milieu des cellules vitellogènes.

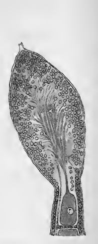


Fig. 74. — Chambre germinative d'une gaine ovarique de *Pyrrhocoris apterus* montrant les rapports du pédicule de l'œuf avec les cellules de la chambre.

rai surtout mes observations sur l'histolyse, l'ovogenèse et la spermatogenèse.

Varia.

37. **De l'importance des figures karyokinésiques dans les recherches embryogéniques.** (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, p. 538, 15 juill. 1882.)

On sait que les embryogénistes ont émis différentes hypothèses pour expliquer le mécanisme des premiers changements de forme de l'embryon. Götte, Stricker et ses élèves font jouer le principal rôle à la migration des éléments constitutifs de l'embryon. Pour His, au contraire, les phénomènes de croissance agissent moins d'une façon directe que par les moments mécaniques très divers qu'ils provoquent pour déterminer la production et la forme des organes. Kölliker établit comme loi que tout accroissement d'un organisme doit être en première ligne et surtout ramené au mode d'accroissement de ses éléments anatomiques ; il reconnaît cependant que la différenciation histologique et les moments mécaniques des éléments ont une certaine importance

La présence de figures karyokinétiques dans les coupes d'embryon, permet de déterminer les points dans lesquels les éléments sont en pleine activité et j'ai pu, par cette méthode, vérifier la loi formulée par Kölliker.

Chez les Poissons osseux, pendant les premiers stades de la segmentation, la multiplication des cellules se fait d'une manière très active dans toute l'étendue du germe. Plus tard, quand celui-ci commence à s'étaler sur le vitellus, la prolifération des cellules diminue, mais il intervient un autre processus qui amène l'extension du germe et la formation de la cavité germinative, c'est le déplacement des cellules, ainsi que l'a très bien démontré Götte.

L'apparition de l'écusson embryonnaire est due à une nouvelle

prolifération de cellules sur un point du bourrelet marginal, et en même temps à une migration de ces cellules. Ces deux phénomènes combinés amènent la réflexion de la partie marginale de l'ectoderme et la formation de l'endoderme primaire.

La multiplication des cellules, localisée en certains points, ou se faisant suivant certaines directions déterminées, a une grande importance dans la formation de tous les organes de l'embryon. Grâce aux figures karyokinétiques, on peut suivre cette prolifération dans l'axe nerveux et constater que c'est elle qui détermine la forme dans la vésicule optique ; il en est de même dans le cristallin, l'intestin, etc.

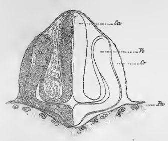


Fig. 75. — Coupe transversale de la tête d'un jeune embryon de Truite montrant de nombreuses figures karyokinétiques dans les régions en voie d'accroissement. — *Ca*, cerveau antérieur. — *Vo*, vésicule optique. — *Cr*, cristallin. — *Pa*, parablaste.

La corde dorsale, au contraire, née par différenciation de l'endoderme primaire en même temps que le mésoderme, est un organe dont les éléments perdent de très bonne heure leur faculté reproductrice. On n'y observe jamais de figures karyokinétiques ; ses éléments ne font qu'augmenter de volume pendant le développement de l'embryon.

L'existence des figures karyokinétiques est non seulement un indice précieux pour la résolution de certains problèmes d'embryogénie, mais encore un critérium qui permet de reconnaître la bonne fixation des pièces histologiques. On ne les retrouve, en effet, que dans les tissus fixés rapidement par les réactifs qui n'altèrent pas les éléments.

38. **Essai de classification des œufs des animaux au point de vue embryogénique.** (*Bull. de la Soc. philomathique*, 8e série, t. IV, p. 37, 9 janv. 1892.)

On distingue dans l'évolution de l'œuf non fécondé des animaux trois périodes pendant lesquelles il subit des modifications et des différenciations importantes : une période de *prolifération*, durant laquelle les cellules sexuelles primordiales se multiplient par division ; une période de *croissance*, pendant laquelle l'élément femelle cesse de se multiplier pour s'accroître seulement en volume : il devient alors un *oocyte*, et son noyau subit des modifications qui lui donnent son aspect particulier auquel il doit son nom de vésicule germinative. Enfin, dans la troisième période, période de *maturation*, la vésicule germinative subit encore d'importants changements qui la préparent à s'unir au noyau mâle lors de la fécondation.

Pendant la période de croissance, l'œuf peut traverser, au point de vue de sa constitution, trois états successifs distincts :

1° L'état d'*oocyte*, dans lequel l'œuf se présente sous la forme d'une cellule constituée par une masse protoplasmique, pourvue ou non d'une membrane cellulaire, et renfermant un noyau (vésicule germinative) ;

2° L'état de *métoocyte*, dans lequel l'oocyte renferme des éléments nutritifs, vitellus ou deutoplasma, qui se sont déposés dans son protoplasma en plus ou moins grande abondance, et s'est généralement entouré d'un chorion, produit par les cellules de l'ovisac, ou d'une membrane vitelline spéciale, différenciée à la surface du protoplasma ;

3° L'état d'*époocyte*, dans lequel le métoocyte s'est entouré, en traversant les voies génitales de la femelle (oviductes), de matériaux nutritifs ou d'enveloppes secondaires (albumine, coquille).

L'œuf peut ne pas dépasser le stade oocyte, arriver à sa maturité et être fécondé sous cette forme, par exemple chez les Spongiaires.

Souvent il ne dépasse pas le stade de métoocyte, par exemple chez les Insectes et les Téléostéens.

Si l'œuf arrive au stade d'époocyte, c'est presque toujours à l'état de métoocyte, au moment où il quitte l'ovaire, qu'il s'unit à l'élément mâle (Oiseaux, Reptiles, Poissons cartilagineux, Gastéropodes, etc.). Rarement il est fécondé à l'état d'époocyte (Amphibiens).

Au point de vue de la distribution du vitellus, on peut diviser les œufs en plusieurs catégories : les œufs *alécithes*, ne renfermant pas de vitellus nutritif ; les œufs *homolécithes* (Hallez), ne renfermant qu'une petite quantité d'éléments nutritifs intimement mélangés au protoplasma : ces deux catégories subissent une segmentation totale et égale ; les œufs *mixolécithes*, dans lesquels le protoplasma et le deutoplasma abondant sont mélangés mais répartis inégalement, et qui subissent une segmentation totale et inégale ; les œufs *amictolécithes*, dans lesquels le deutoplasma abondant est nettement séparé du protoplasma, et qui subissent une segmentation partielle et discoïdale ; les œufs *centrolécithes*, variété des œufs amictolécithes, avec deutoplasma central et segmentation superficielle ; enfin, les œufs *ectolécithes* (Hallez), dans lesquels le vitellus de nutrition, produit par un organe spécial, est surajouté à l'oocyte et placé à côté de lui sous une enveloppe commune.

Comme toutes les classifications, celle que j'ai proposée est forcément artificielle et par conséquent incomplète. Elle est cependant plus complète que celle de Balfour, adoptée généralement ; elle présente surtout un avantage pour l'enseignement, parce qu'elle permet de définir en deux mots la constitution de l'œuf d'un ani-

mal donné. Ainsi l'œuf des Oiseaux est un époocyte amictolécithe, celui des Téléostéens un métoocyte mixolécithe, etc.

39. Sur la constitution de l'endoderme chez l'embryon des Mammifères. (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, p. 277, 2 avr. 1892.)

Les œufs de Mammifères, à part quelques fines granulations graisseuses plus ou moins abondantes, suivant les espèces, ne contiennent pas d'éléments figurés pouvant être assimilés à ceux contenus dans les œufs méroblastiques. J'ai montré cependant que des matériaux de réserve, qui manquent dans l'œuf au moment de la fécondation et pendant les premiers stades du développement, peuvent apparaître plus tard dans les cellules de l'endoderme. J'ai constaté, en effet, que chez l'embryon de Lapin, à partir du huitième jour, dans la région de l'aire embryonnaire où apparaîtront les îlots de Wolff, l'endoderme épaissi, ainsi que l'ont vu tous les embryogénistes, présente des cellules ayant un aspect tout particulier.

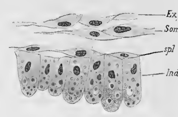


Fig. 76. — Fragment d'une coupe de la partie extra-embryonnaire d'un œuf de Lapine de douze jours. — *Ex*, exoderme. — *Som*, somatopleure. — *Spl*, splanchnopleure. — *Ind*, endoderme. Les cellules endodermiques sont remplies d'inclusions et ont l'aspect des cellules endodermovitellines de l'embryon du Poulet.

MM. Ed. van Beneden et Julin (1884) ont donné le nom de *membrane ombilicale* à la membrane formée par l'endoderme uni à la splanchnopleure, dans la limite de l'aire vasculaire. On peut appeler *endoderme ombilical* la partie du feuillet interne qui suit l'extension de l'aire vasculaire. Les cellules de cet endoderme ombilical deviennent volumineuses, à partir du huitième jour du déve-

loppement; leur protoplasma se charge de grosses granulations réfringentes, brunissant sous l'influence de l'acide osmique ; dans beaucoup de cellules il est creusé de vacuoles irrégulières qui refoulent le noyau vers la paroi externe.

Au douzième jour, les vacuoles protoplasmiques ont augmenté en nombre et en dimension; elles renferment presque toutes des corps réfringents dont quelques-uns peuvent atteindre le volume du noyau de la cellule. Ces corps sont identiques par leur aspect et leurs réactions aux grosses granulations intra-protoplasmiques. Les cellules de l'endoderme ombilical sont devenues à ce stade absolument semblables à celles de l'endoderme vitellin des Oiseaux ; elles ne s'en distinguent que par leurs dimensions plus petites et par le volume moindre des éléments vitellins qu'elles renferment.

Les éléments vitellins de l'endoderme ombilical résultent vraisemblablement d'une transformation du liquide albumineux du blastocyste absorbé par les cellules endodermiques. Ce sont des matériaux de réserve que les cellules restituent progressivement, après les avoir rendus assimilables, à l'embryon, par l'intermédiaire des vaisseaux avec lesquels elles sont en contact. L'endoderme ombilical joue donc, chez les Mammifères, le rôle du parablaste des œufs méroblastiques, interposé entre les vaisseaux et le vitellus nutritif.

L'existence, chez les Mammifères, d'un endoderme ombilical comparable à l'endoderme vitellin des Oiseaux, tant au point de vue de sa constitution histologique qu'au point de vue de sa fonction physiologique, me paraît être un argument en faveur de la distinction établie par M. Ed. van Beneden entre le lécithophore et l'endoderme définitif, et en faveur de l'opinion généralement admise aujourd'hui qui fait dériver les Mammifères d'ancêtres dont les œufs renfermaient un vitellus qui a disparu progressivement, pendant que s'établissaient des rapports de plus en plus intimes entre l'embryon et la mère, durant le développement intra-utérin.

40. **Essai de parthénogenèse expérimentale sur les œufs de Grenouille.** (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, p. 351, 30 mars 1901.)

Les expériences si intéressantes de MM. Morgan, Lœb, Giard, relatives à l'action des solutions salines sur les œufs non fécondés des Échinodermes et des Annélides, ont appelé l'attention des biologistes sur la parthénogenèse expérimentale. Les Vertébrés ont encore été peu étudiés à ce point de vue; je rappellerai les observations de MM. Dewitz, Kulagin, Bataillon, qui, en faisant agir sur des œufs non fécondés de Batraciens et de Poissons des solutions de sublimé, de sel, de sucre, de sérum antidiphtérique et de sérum sanguin, ont obtenu un début de segmentation plus ou moins nette.

Un commencement de développement parthénogénésique spontané a été admis par Leuckart et, plus récemment, par Born et Dehner chez la Grenouille, mais il a été nié par MM. Pflüger et Roux ; s'il existe, il doit être rare, ne va pas très loin et peut être attribué à des actions mécaniques, une pression ou un tiraillement exercés sur l'œuf, comme j'ai pu l'observer.

La Grenouille paraît donc être un type favorable pour essayer de reproduire, chez un Vertébré, les expériences de parthénogenèse artificielle faites sur des Invertébrés.

Mes recherches ont été faites sur des œufs de *Rana temporaria*.

Les substances expérimentées ont été : le chlorure de sodium, le chlorure de potassium, le chlorure de magnésium, le chlorure de manganèse, le sucre de canne, le glucose, la glycérine, l'azotate de potasse, l'azotate de soude et l'azotate d'ammoniaque. J'ai essayé, en outre, l'action du sublimé à 5/1000, de l'acide sulfurique, du sulfate de strychnine et de la vératrine à 1/10 000.

Les œufs sont restés en présence de la solution pendant une heure ou une heure et demie (sauf pour l'acide sulfurique et le sublimé, dont l'action n'a duré qu'une demi-heure), puis ils ont été

lavés à l'eau pure et placés définitivement dans l'eau pure. Pour chaque Grenouille, un lot d'œufs a été fécondé avec du sperme pris dans les vésicules séminales du mâle ; ces œufs se sont développés normalement.

Les œufs traités par le chlorure de manganèse et par le glucose n'ont montré aucune trace de segmentation. Ceux traités par la vératrine présentaient presque tous, au bout d'une heure, un contour irrégulier, paraissant dû à des contractions locales du vitellus ; cet aspect avait disparu au bout de quelques heures et il n'y a pas eu trace de segmentation.

L'acide sulfurique a déterminé une contraction énergique de l'œuf, se traduisant par la présence, à sa surface, de rides profondes et parallèles ; tous les œufs sont morts très rapidement, ratatinés.

Un petit nombre d'œufs traités par les chlorures de sodium, de potassium et de magnésium ont montré, au bout de dix-huit à vingt-quatre heures, des sillons irréguliers, très superficiels, et souvent une ou plusieurs petites protubérances lenticulaires.

Avec le sucre et la glycérine, les sillons étaient un peu plus nombreux, mais peu marqués et superficiels.

Les meilleurs résultats ont été obtenus avec l'azotate de potasse et l'azotate d'ammoniaque. Environ la moitié des œufs traités par ces sels présentaient une apparence de segmentation rappelant quelquefois la segmentation normale aux stades 4, 8 et même 16. Les sillons étaient bien marqués et profonds.

L'azotate de soude n'a presque rien donné et, avec la strychnine, je n'ai trouvé qu'un seul œuf offrant une trace de segmentation irrégulière et tout à fait superficielle.

Les œufs laissés au contact de la solution de sublimé pendant une demi-heure présentaient presque tous, au bout de deux ou trois heures, un sillon méridien, rempli d'un coagulum blanchâtre qui le mettait bien en évidence. Aucun œuf n'a dépassé ce stade.

Tous les œufs ayant montré un commencement de segmentation, soit avec sillons superficiels très irréguliers, soit avec sillons plus profonds et plus réguliers, ont atteint leur maximum de fractionnement au bout de vingt-quatre à trente-six heures. A partir de ce moment, ils ont commencé à s'altérer, et l'altération a été d'autant plus rapide que le fractionnement avait été plus marqué.

L'étude des coupes des œufs prouve que, lorsque les sillons sont peu marqués, ils sont tout à fait superficiels, et qu'à leur niveau des traînées de pigment ont pénétré plus ou moins profondément dans le vitellus. Quand les sillons sont, au contraire, bien accentués à la surface de l'œuf, il existe des pseudo-blastomères de volume variable, entre lesquels, lorsque le fractionnement est assez avancé, il y a une cavité de segmentation très irrégulière.

Dans aucun des œufs examinés jusqu'ici, je n'ai pu trouver de noyaux, ni dans le vitellus lorsque les sillons étaient superficiels, ni dans les pseudo-blastomères. J'ai vu souvent des vésicules claires, quelquefois entourées d'une radiation protoplasmique, qu'on confondrait aisément avec des noyaux à un examen superficiel. Ces vésicules ne renferment pas de chromosomes, mais contiennent des filaments résultant de la coagulation d'un liquide albumineux par le réactif fixateur.

J'ai cru pouvoir conclure de mes recherches qu'il ne s'agissait ici que d'une fragmentation du vitellus non accompagnée de multiplication de noyaux et simulant une véritable segmentation. Ce processus rappelle celui que j'ai étudié dans les ovules de Mammifères contenus dans les follicules en voie de régression, avec cette différence que, dans le fractionnement des œufs de Mammifères, on observe souvent des noyaux, tandis que je n'ai pu encore en trouver dans les œufs de Grenouille.

CHAPITRE III

PROTOZOAIRES

41. **Sur la reproduction du Volvox dioïque.** (*Comptes rendus de l'Acad. des Sciences*, t. LXXXIII, p. 287, 24 juill. 1876.)
42. **Germination des spores du Volvox dioïque.** (*Bull. de la Soc. philomathique*, 7[e] série, t. II, p. 242, 27 juill. 1878.)

Le *Volvox dioicus* Cohn (*minor* Stein) avait été moins étudié que le *Volvox glotator* L. (*monoicus* Cohn) ; j'ai pu suivre son mode d'évolution et observer des faits qui n'avaient pas été encore signalés.

Chaque Volvox est une colonie (*cœnobium*) formée de petites algues unicellulaires, munies chacune de deux flagellums, et disposées régulièrement dans l'épaisseur de la paroi gélatineuse d'une sphère creuse intérieurement. Il existe quatre sortes de cœnobiums : 1° les uns ne sont constitués que de cellules végétatives, et renferment dans leur intérieur de jeunes cœnobiums provenant chacun de la division et de la multiplication d'une cellule végétative ; 2° un grand nombre de ces cœnobiums renferment en même temps des éléments mâles, ou androgonidies, situés dans l'épaisseur de la paroi gélatineuse ; 3° d'autres ne présentent avec les cellules végétatives que des androgonidies et ne produisent pas de colonies filles ; 4° les cœnobiums femelles ne renferment avec les cellules végétatives que des gynogonidies, ou oosphères, faisant saillie dans l'intérieur de la sphère.

Les androgonidies se forment aux dépens d'une cellule végétative, qui acquiert un volume un peu plus grand que les autres et se segmente pour donner un grand nombre d'anthérozoïdes disposés parallèlement. Chaque anthérozoïde a la forme d'un cône allongé ; sa plus grosse extrémité est verte ; l'autre, transparente, est pourvue de deux flagellums et d'un point oculiforme. Le faisceau d'anthérozoïdes est animé dans l'anthéridie d'un mouvement continuel d'oscillation.

Les gynogonidies naissent également par différenciation d'une seule cellule végétative. Celle-ci devient beaucoup plus volumineuse qu'une androgonidie et se remplit d'une grande quantité de grains d'amidon et de grains de chlorophylle, qui donnent à l'oosphère ainsi formée un aspect vert foncé.

Au moment de la fécondation, les faisceaux d'anthérozoïdes sont mis en liberté par dissolution de la paroi de l'anthéridie ; ils se meuvent avec rapidité dans l'eau et vont se fixer sur les cœnobiums femelles. Là, ils se désagrègent pour permettre aux anthérozoïdes de féconder les oosphères.

Après la fécondation, les oosphères s'entourent d'une membrane à double contour et changent rapidement de couleur ; de vert foncé qu'elles étaient, elles deviennent vert jaunâtre, puis orange. C'est cette coloration orange qui avait fait croire à quelques observateurs qu'il existait une troisième espèce de Volvox, le *Volvox aureus* Ehr.

Les Volvox mâles, femelles et neutres, recherchent la lumière solaire ou artificielle et se tiennent à la suface de l'eau. Dès que les cœnobiums femelles sont fécondés et que les oosphères changent de couleur, on les voit fuir la lumière et s'éloigner de la surface. Les Volvox à oospores orangées fuient beaucoup plus rapidement la lumière que les autres ne la recherchent. Les cellules végétatives, dont le mouvement des flagellums détermine le déplacement des

Volvox dans l'eau, ne paraissent être le siège d'aucun changement de couleur ni de forme après la fécondation ; on est donc porté à penser que c'est par une sorte d'attraction exercée sur la matière verte que les Volvox sont entraînés vers la lumière, et que c'est par une sorte de répulsion plus forte que l'attraction, qui s'exerce sur la matière rouge des oosphères fécondées, que les mêmes Volvox recherchent ensuite l'obscurité.

Au moment où les Volvox commencent à apparaître dans les eaux où on les trouve, on ne rencontre guère que des cœnobiums neutres, c'est-à-dire ne renfermant que des cellules végétatives donnant naissance par segmentation à des colonies filles. Au bout de quelque temps, le nombre des colonies filles renfermées dans chaque cœnobium diminue, mais il apparaît alors, dans un grand nombre de Volvox, des androgonidies qui représentent des colonies filles avortées. On ne trouve à ce moment que quelques Volvox femelles ne contenant pas de colonies filles. Quand les Volvox se sont ainsi reproduits, pendant un certain temps, par voie agame au moyen de colonies filles, on voit le nombre des cœnobiums femelles augmenter et quelques cœnobiums exclusivement mâles, privés de colonies filles, apparaître, tandis que les cœnobiums neutres deviennent très rares.

Il résulte de ces faits que, pendant une certaine période, le Volvox dioïque se multiplie par génération asexuée, au moyen d'une cellule végétative qui, par segmentations successives, produit une colonie d'individus semblables à la colonie mère à laquelle appartient cette cellule. Mais il arrive un moment où la cellule végétative ne possède plus la faculté de se multiplier ainsi ; elle peut encore se segmenter et donner naissance à une colonie de cellules beaucoup plus petites qui prennent le caractère sexuel, c'est-à-dire qu'elles sont incapables de vivre isolément et de se reproduire ultérieurement. Cette colonie fille avortée constitue l'élément mâle, doué

de mouvement et jouissant encore d'une certaine activité. Bientôt la cellule végétative devient incapable de se segmenter ; elle ne peut plus que s'accroître en volume, c'est l'élément femelle, dépourvu de mouvement, qui a besoin, pour se reproduire, de se fusionner avec l'élément mâle.

La sexualité apparaît donc chez les Volvox peu à peu par degrés, le sexe mâle apparaissant avant le sexe femelle, au fur et à mesure que l'espèce s'épuise par reproduction asexuée. J'ai rapproché ce fait de ce qui se passe dans le règne animal, pour les animaux qui se reproduisent par parthénogenèse, tels que les Pucerons et les Phylloxéras.

Les oospores fécondées des Volvox sont mises en liberté au fond de l'eau par destruction des cœnobiums qui les portent. On ignorait complètement ce que devenaient ces oospores. J'ai montré qu'elles passent l'hiver au fond de l'eau, qu'au printemps l'exospore se rompt et que l'oospore, entourée de son enveloppe interne, subit une segmentation totale et régulière aboutissant à la formation d'une sorte de blastula. Pendant la segmentation, la coloration des cellules passe progressivement du rouge orangé au brun verdâtre puis au vert. Toutes les cellules du jeune Volvox, issu de l'oospore, sont d'abord contiguës ; ce n'est que plus tard qu'entre elles s'interpose la substance gélatineuse. Avant même que le jeune Volvox devienne libre par rupture de l'endospore, on distingue déjà parmi les cellules du cœnobium quelques-unes plus grosses que les autres ; ce sont celles qui donneront plus tard les colonies filles.

Tous ces faits ont été confirmés plus tard par M. Kirschner [1], qui ne paraît pas avoir eu connaissance de mon travail.

43. **Sur un Infusoire flagellé ectoparasite des Poissons.** (*Comptes rendus de l'Acad. des Sciences*, t. XCVI, p. 658, 5 mars 1883.)

[1] O. Kirschner. *Zur Entwickel. von Volvox minor*. Cohn's Beiträge zur Biol. den Pflanzen, III, 1879.

44. **Note sur un Infusoire flagellé ectoparasite de la Truite.** (*Arch. de Zool. expérimentale,* 2e série, t. II, p. 403, 1 pl., 1884.)

45. **Sur une nouvelle maladie des alevins des Salmonides.** (*Bull. de la Soc. d'acclimatation*, sept. 1886.)

Les jeunes alevins de Truite élevés dans les bassins de pisciculture du Collège de France furent, en 1883 et les années suivantes, trois semaines environ après leur éclosion, attaqués par une maladie meurtrière qui les fit presque tous périr en peu de temps.

Toute la surface du corps de ces alevins était recouverte d'une quantité innombrable de petits Infusoires flagellés encore inconnus et que je proposai d'appeler provisoirement *Bodo necator*, tout en signalant les caractères qui les différencient des *Bodo*. M. Balbiani les a désignés depuis, dans un de ses cours, sous le nom de *Costia necatrix*.

La *Costia* a un corps pyriforme, terminé à sa petite extrémité par trois flagellums dont un très long et deux autres plus courts; elle est pourvue d'un petit noyau arrondi et d'une vacuole contractile située dans la partie renflée. A l'état de repos, quand l'animal est implanté sur les cellules épidermiques de la Truite par sa petite extrémité, formant une sorte de rostre, il présente un sillon dans lequel sont couchés los flagellums, dont le plus long dépasse la partie postérieure du corps. Ce sillon provient de ce que le Flagellé est alors replié sur lui-même. Quand l'Infusoire devient libre, il s'étale, prend la forme d'une écuelle et nage avec ses flagellums dirigés en avant.

La multiplication des Flagellés de la Truite a lieu par division transversale, fait assez rare chez les Flagellés, qui se divisent presque tous longitudinalement.

La *Costia* meurt assez rapidement lorsqu'elle quitte son hôte : c'est donc un Flagellé adapté à la vie parasitaire et le premier ectoparasite de ce groupe qui ait été signalé.

Malheureusement je n'ai pu déterminer sa provenance. Depuis sa découverte dans les bassins du Collège de France, je n'ai eu l'occasion de l'observer qu'une seule fois sur des alevins de Truite qui m'avaient été envoyés des environs de Rennes.

46. **Note sur un nouvel Infusoire hétérotriche, l'Ascobius lentus.** (*Bull. de la Soc. philomathique*, 7e série, VIII, p. 122, 9 février 1884.)

47. **Note sur un nouvel Infusoire cilié, Ascobius lentus.** (*Arch. de Biologie expérimentale*, 2e série, t. II, pl. 412, I pl., 1884.)

L'*Ascobius lentus*, qui a la forme d'une Bursaire, est fixé dans une loge chitineuse à col très court et présentant un orifice étroit, ressemblant à la loge des *Folliculina* et des *Freia*.

La particularité la plus intéressante de cet Infusoire c'est la lenteur du mouvement de ses cils vibratiles. Les cils courts qui recouvrent une partie du corps sont animés d'un mouvement ondulatoire continu, mais assez lent ; il en est de même de ceux qui tapissent le pharynx. Les grands cils du péristome sont ordinairement immobiles ; de temps en temps ils s'abaissent et se relèvent d'une manière lente et irrégulière. L'animal peut rester pendant plusieurs heures dans sa coque sans changer de forme. Le corps est cependant contractile et peut s'allonger de manière à amener la saillie qui surmonte le péristome jusqu'à l'ouverture de la coque chitineuse ; mais l'animal n'envoie aucun prolongement en dehors de sa coque.

Cet Hétérotriche appartient à un genre nouveau, et n'a encore été trouvé que dans les bassins du Jardin des plantes de Montpel-

lier. C'est à tort que MM. Delage et Hérouard l'ont confondu avec la *Folliculina*[1].

48. **Contribution à l'étude de la faune des marais salants.** (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*. p. 625, 15 nov. 1890.)

49. **Sur un Infusoire hétérotriche, Fabrea salina.** (*Annales de Micrographie*, t. III, p. 118 avec 1 pl., déc. 1890.)

La faune des marais salants a été jusqu'ici peu étudiée; elle présente cependant un grand intérêt parce qu'on peut trouver, sur une surface de peu d'étendue, des eaux présentant un degré de salure variant entre celui de la mer et celui de l'eau saturée de sel. Outre les modifications que présentent certains animaux marins qui vivent dans les eaux concentrées, on peut étudier des formes spéciales, qui n'ont été jusqu'ici signalées que dans ces localités.

L'exploration des marais salants du Croisic m'a fait découvrir trois microrganismes nouveaux curieux sous plusieurs rapports. L'un de ces microrganismes est un Sporozoaire qui vit en parasite dans les muscles des Palémons et qui a été l'objet de mémoires spéciaux (v. p. 103). Un autre est un Péridinien qui constitue dans les eaux tranquilles des colonies en forme de nappes ou de boules. Les individus de ces singulières colonies ne sont réunis que d'une manière tout à fait passagère et se séparent dès qu'on agite l'eau qui les contient ; ils se rassemblent de nouveau en une membrane dès que l'eau est tranquille. Le *Glenodinium sociale* ne sécrète aucune substance agglutinante servant à grouper ainsi les individus ; il est probable que les individus se tiennent au moyen de leurs flagellums.

Le troisième microrganisme est un Infusoire hétérotriche, la *Fabrea salina*, qui vit en grande quantité dans les eaux ayant une

[1] *Traité de zoologie concrète*, t. I, p. 555.

densité moyenne de 1.055. La *Fabrea* possède une coloration générale noire violacée ou noire verdâtre et une tache pigmentaire plus foncée dans la zone adorale ; par la forme de son péristome et celle de son noyau et par son mode de multiplication, par division transversale oblique, elle présente des affinités avec les *Stentor*, les *Bursaria* et les *Climacostomum*. Le genre *Fabrea* doit prendre place dans la famille des Stentorinées.

Le point le plus intéressant de la biologie de la *Fabrea* est sa facilité d'adaptation aux changements de milieu assez brusques. Les marais salants, dont la surface est très grande par rapport à leur profondeur, renferment de l'eau dont la densité varie non seulement d'un point à un autre selon les compartiments où s'opère la concentration, mais encore dans le même compartiment suivant les conditions atmosphériques. S'il pleut, la salure diminue rapidement, elle augmente au contraire très vite par un temps sec et chaud. La *Fabrea*, comme les autres habitants des marais salants, subit sans inconvénient ces variations de densité de l'eau, au moins dans certaines limites. J'ai pu faire vivre ces Infusoires dans l'eau de mer contenant 4 p. 100 de sel, et dans de l'eau saturée à 26 p. 100 ; dans cette dernière les individus deviennent de plus en plus petits et plus fortement pigmentés; souvent ils finissent par s'enkyster. L'enkystement se produit aussi facilement dans les eaux de faible densité ; l'animal peut donc en s'enkystant se mettre à l'abri de l'action nocive d'une eau soit trop concentrée, soit trop étendue.

50. **Influence de la lumière sur la phosphorescence des Noctiluques.** (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, p. 707, 27 octobre 1888.)

Bien que l'action de divers agents physiques ou chimiques sur la phosphorescence des Noctiluques ait été étudiée par de nombreux physiologistes, l'influence de la lumière solaire sur ces ani-

maux n'avait pas encore été signalée ; j'ai montré que la luminosité n'apparaît chez les Noctiluques qu'après une heure de séjour dans l'obscurité, aussi bien pendant le jour que pendant la nuit.

Sporozoaires.

L'étude des Sporozoaires a pris depuis quelques années une grande importance, lorsqu'on eut reconnu ou cru établir le rôle pathogène de certains d'entre eux. Pendant longtemps on s'est contenté d'observer ces êtres à l'état frais, par transparence, et à les dilacérer dans des liquides indifférents ou fixateurs. Aussi beaucoup de phases de leur évolution ont-elles passé inaperçues. J'ai été le premier avec M. Roboz, dont le travail, publié dans un recueil hongrois, m'était complètement inconnu, à appliquer les méthodes de la technique moderne, c'est-à-dire la confection de coupes et l'emploi de divers modes de coloration à l'étude des Sporozoaires. Cette technique, devenue aujourd'hui courante, a permis à mon regretté élève, collaborateur et ami, P. Thélohan, de faire sa belle monographie des Myxosporidies, le travail le plus complet que nous ayons aujourd'hui sur ces êtres si curieux.

51. **Formation des spores de la Grégarine du Lombric.** (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, p. 439, 2 juillet 1887. *Annales de Micrographie*, t. I, p. 97, avec une planche, 1888.)

Dans ce travail, je me suis surtout attaché à suivre les transformations du noyau du *Monocystis agilis* pendant la sporulation.

La substance chromatique du noyau à l'état de repos est condensée en une masse centrale unique ayant l'apparence d'un nucléole. Quelque temps après l'enkystement de la Grégarine, la

masse chromatique se creuse de vacuoles, puis se fragmente en granules qui se disposent à l'équateur du noyau. Celui-ci se divise par voie indirecte et l'on observe souvent à côté de lui un grain chromatique qui est expulsé. Les noyaux-filles continuant à se multiplier par mitose émigrent à la périphérie du kyste et chacun d'eux, s'entourant d'une petite quantité de protoplasma, devient un sporoblaste. Un certain nombre de noyaux restent dans l'intérieur du kyste et y subissent une dégénérescence chromatolytique.

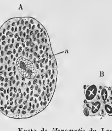


Fig. 77. — Kyste de *Monocystis* du Lombric, traité par le violet de gentiane, montrant les grains amylacés, colorés et présentant une croix foncée : *n*, noyau. — B, fragment d'un autre kyste montrant des grains amylacés colorés et présentant une ligne ou une croix claire.

Dans certains cas, le contenu du kyste commence par se diviser en un certain nombre de grosses masses ; chacune d'elles se comporte comme le kyste indivis, et des sporoblastes se forment à sa périphérie après multiplication des noyaux par mitose.

Les spores ou corps falciformes se développent dans les sporoblastes par trois bipartitions successives du noyau de ceux-ci, bipartition se faisant par mitose ; puis le contenu de chaque sporoblaste se divise en huit spores falciformes entourant un corps central non colorable, le noyau de reliquat de Schneider.

Mes recherches, tout en confirmant les résultats généraux de M. A. Schneider sur la genèse des spores, ont établi l'existence de la karyokinèse chez les Sporozoaires, et démontré, une fois de plus, la généralité du processus de la division indirecte du noyau.

Dans ce même mémoire, j'ai étudié les corps réfringents ou grains amylacés, que renferme en abondance le protoplasma du

Monocystis, et montré qu'on peut faire apparaître dans leur inté-

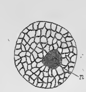


Fig. 78. — *Monocystis* du Lombric récemment enkysté, coloré par le carmin au borax. Le réseau protoplasmique est seul visible : *n*, noyau dont la substance chromatique est réunie en un globule chromatique central.

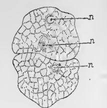


Fig. 79. — *Monocystis* du Lombric, divisé en deux parties et renfermant des noyaux au repos, *n*, et un noyau en voie de division, *n'*. En dehors des noyaux on voit des grains de chromatine colorés en rouge.



Fig. 80. — Quatre stades de la transformation du noyau du *Monocystis* enkysté, avant sa division.

Fig. 81. — Kyste de *Monocystis* du Lombric, divisé en deux moitiés. Dans chaque moitié les noyaux ont émigré à la périphérie. — *n*, noyau. — *n'*, noyau en voie de division.

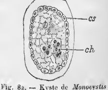


Fig. 82. — Kyste de *Monocystis* du Lombric, présentant à sa périphérie une couche de cellules dont chacune, *cs*, deviendra une spore. Dans l'intérieur du kyste se trouvent des fragments de chromatine, *ch*, en chromatolyse.

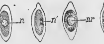




Fig. 83. — Stades successifs de la formation des corpuscules falciformes. — *f*, dans les spores du *Monocystis* du Lombric. — *n*, noyau. — *n'*, noyau en voie de division. — *nr*, noyau de reliquat.

rieur, au moyen de réactifs colorants, une croix incolore ou colorée, suivant le procédé de coloration. Ce fait indique que cette

croix est due à une constitution chimique des axes différente de celle du reste du grain.

52. **Contribution à l'étude des Sarcosporidies. Note sur un parasite des muscles du Palœmon rectirostris.** (*Mém. publié par la Soc. philomathique à l'occasion du centenaire de sa fondation*, p. 163, 1888.)

53. **Sur un Sporozoaire parasite des muscles des Crustacés décapodes** : en collaboration avec P. Thélohan. (*Comptes rendus de l'Acad. des Sciences*, t. CXIV, p. 1552, 27 juin 1892.)

54. **Sur un Sporozoaire parasite des muscles de l'Écrevisse** : en collaboration avec P. Thélohan. (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, p. 748, 30 juillet 1892.)

55. **Myxosporidies parasites des muscles chez quelques Crustacés décapodes** : en collaboration avec P. Thélohan. (*Ann. de Micrographie*, t. IV, p. 617, avec 1 planche, décembre 1892.)

Pendant longtemps on a cru que le système musculaire partageait avec le système nerveux le privilège d'échapper à l'envahissement par les Myxosporidies. On ne connaissait que des organismes voisins, trouvés dans les muscles des Vertébrés, au sein du tissu contractile, et que M. Balbiani avait réunis en un groupe, de valeur égale à celui des Myxosporidies, sous le nom de *Sarcosporidies*.

Ayant trouvé dans les muscles du *Palœmon rectirostris* et du *P. serratus* des Sporozoaires, je fus amené à les considérer comme des Sarcosporidies et je les décrivis comme tels, tout en ayant soin d'insister sur les rapports que ces microrganismes semblaient présenter, à cause de la structure de leurs spores, avec les Myxosporidies et les Microsporidies. Les Palémons infestés, très nombreux dans les marais salants du Croisic, se présentent avec une coloration blanche opaque tout à fait caractéristique, et ont des mouvements moins étendus que les animaux sains.

Ayant repris, en 1892, l'étude de ce parasite, en collaboration avec Thélohan, nous reconnûmes sa véritable nature. L'existence dans les spores d'une capsule polaire, renfermant un filament déroulable, établit que ce Sporozoaire appartient au groupe des Myxosporidies et à la famille des Glugéidées. Nous avons pu le rencontrer à l'état plus jeune dans les muscles du *Crangon vul-*

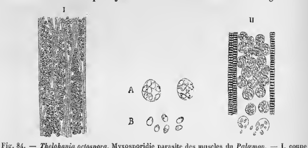


Fig. 84. — *Thelohania octospora*, Myxosporidie parasite des muscles du *Palæmon*. — I, coupe longitudinale d'un fragment de muscle montrant la dissociation des fibrilles par le parasite. — II, portion plus grossie de la figure A, montrant les sporoblastes contenant huit spores. — A, sporoblastes isolés. — B, spores isolées.

garis et suivre la formation des spores dans les sporoblastes. Enfin nous avons trouvé un Sporozoaire semblable dans les muscles de l'Écrevisse. Il est très probable que c'est ce parasite qui joue le principal rôle dans la genèse de la peste des Écrevisses, qui sévit depuis longtemps dans l'est de la France et en Allemagne et dont la cause véritable n'avait pas encore été signalée.

J'ai dédié ce nouveau Sporozoaire, caractérisé par ses sporoblastes à huit spores et l'absence d'une masse plasmique commune, à mon collaborateur, et nous avons décrit trois espèces de *Thelohania*, *Th. octospora* des Palémons, *Th. Giardi* du Crangon, et *Th. Contejeani* de l'Écrevisse.

CHAPITRE IV

TECHNIQUE MICROSCOPIQUE

56. **Procédé technique pour l'étude des embryons de Poissons.** (*Bull. de la Soc. philomathique*, 7e série, III, p. 75, 22 novembre 1878.)

Lorsqu'on durcit les œufs de Poissons en entier par un fixateur quelconque, le vitellus devient dur et cassant et gêne considérablement la confection des coupes minces. J'ai trouvé que le vitellus est soluble dans le liquide de Müller et qu'on peut isoler les embryons, après fixation, avant que le vitellus soit durci.

C'est dans cette note qu'a été indiqué pour la première fois l'emploi du collodion comme masse d'inclusion pour les objets embryologiques. M. Mathias Duval n'a fait connaître sa méthode que l'année suivante, en 1879.

57. **De l'emploi du vert de méthyle en histologie** : en collaboration avec M. Balbiani. (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, p. 131, 19 mars 1886.)

Le vert de méthyle a été introduit dans la technique histologique par Calberla, en 1877. M. Balbiani et moi avons appelé spécialement l'attention sur l'électivité de cette couleur d'aniline sur la chromatine. On sait les services qu'elle rend encore aux cytologistes pour l'étude des éléments à l'état frais. Nous avons montré aussi que les taches germinatives, dans les œufs de divers animaux, n'ont que très peu d'affinité pour le vert de méthyle, de

même que les nucléoles vrais, ce qui doit les faire considérer comme des nucléoles et non comme des éléments chromatiques, ainsi que l'ont soutenu certains auteurs.

58. **Présentation d'instruments.** (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, p. 591, 29 juillet 1882.)

Microtome à main, modification de celui de M. Ranvier, permettant de disposer très rapidement les pièces à couper. — Pied porte-loupe entièrement démontable, et dont toutes les pièces sont rendues absolument fixes dans une position quelconque par de simples vis. Ce modèle, qui a figuré à l'Exposition universelle de 1889, est construit actuellement par la maison Zeiss sans aucune mention de l'inventeur.

59. **Sur quelques modifications apportées au microtome à bascule de la Société des instruments scientifiques de Cambridge :** en collaboration avec M. Vignal. (*Comptes rendus de la Société de Biologie*, p. 647, 31 octobre 1885.)

Ce microtome, qui rend de si grands services pour la confection des coupes en série des pièces incluses dans la paraffine, présentait un grave inconvénient, celui de ne pouvoir modifier l'orientation des pièces après leur fixation sur l'appareil. Cet inconvénient a disparu après la modification du porte-objet que nous avons fait faire par M. Dumaige. Une graduation permettant de se rendre compte de l'épaisseur des coupes a été également ajoutée, sur nos indications, au microtome.

60. **Note sur un revolver porte-objectif.** (*Comptes rendus de la Société de Biologie*, p. 700, 28 novembre 1885.)

61. **Sur un nouveau microscope de voyage, construit par M. Dumaige.**

(*Comptes rendus de la Société de Biologie*, p. 103, 19 février 1887.)

62. **Traité des méthodes techniques de l'anatomie microscopique, histologie, embryologie et zoologie,** en collaboration avec M. Bolles Lee, avec préface de M. Ranvier. 1 vol. in-8°, x-488 p. Paris, O. Doin, 1887.)

63. **Deuxième édition.** 1 vol. gr. in-8°, xiv-515 p. Paris, O. Doin, 1896.

Cet ouvrage, le plus complet qui ait été publié jusqu'ici sur la matière, n'est pas une simple traduction du « Microtomist's vademecum » de M. A. Bolles Lee.

Plusieurs chapitres ont été entièrement remaniés et très étendus, entre autres ceux relatifs à l'embryologie, à la cytologie, aux Protozoaires, que j'ai rédigés.

La première partie comprend les méthodes générales de l'anatomie microscopique applicables aux tissus animaux : fixation, durcissement, coloration, inclusions, coupes, injections, macérations, etc. A chacune de ces opérations correspondent les réactifs employés, leur action, leur formule et leur mode de préparation.

Toutes les citations ont été prises, autant que possible, aux sources mêmes ; celles-ci sont indiquées avec le plus grand soin, afin que le lecteur puisse, en cas de besoin, recourir au texte original ; beaucoup de méthodes que nous donnons ont été, en outre, vérifiées expérimentalement par nous-mêmes, et plusieurs sont nouvelles et inédites.

La seconde partie est consacrée à l'exposé de quelques méthodes spéciales, embryologiques et histologiques, pouvant servir de guides pour les recherches à entreprendre aussi bien sur les Invertébrés que sur les Vertébrés. Nous avons insisté surtout sur les

méthodes nouvelles, renvoyant le lecteur, pour tout ce qui est classique, au remarquable *Traité* de notre éminent maître, M. le professeur Ranvier.

Parmi les réactifs et les méthodes qui me sont personnels et qui figurent dans la première ou la seconde édition de notre ouvrage, je signalerai : le carmin aluné acétique ; l'emploi du permanganate de potasse avant la coloration avec la safranine, méthode qui permet de colorer en même temps les éléments nucléaires et cytoplasmiques, et qui m'a permis de mettre en évidence les centrosomes dans beaucoup de cellules ; les procédés pour rechercher et préparer les œufs fécondés chez la Lapine ; le mode de fixation et d'isolement des embryons de Poissons, etc.

Le « Microtomist's vade-mecum » de M. Bolles Lee en est à sa cinquième édition anglaise, et l'auteur a tenu compte, dans la publication de ces nouvelles éditions, des modifications que nous avions introduites dans les éditions françaises. Une édition allemande, faite en collaboration avec M. Paul Mayer, a paru récemment. Enfin la troisième édition française renfermant de nombreuses additions est sous presse.

64. **Observations sur une note de M. Azoulay, relative au noircissement et à la coloration sous lamelles des coupes, par les méthodes de Golgi, à l'argent et au sublimé.** (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, p. 374, 5 mai 1894.)

65. **Nouvelles méthodes de coloration à la safranine.** (*Comptes rendus de la Soc. Philomathique*, n° 2, 14 novembre 1896.)

66. **Les méthodes techniques de l'anatomie microscopique** (Chapitre I de la Zoologie descriptive, publiée sous la direction de M. Bouton. I. Paris, O. Doin, 1899.

CHAPITRE V

EMBRYOLOGIE ET ZOOLOGIE APPLIQUÉES

67. **Sur la vente et la consommation des Moules en toute saison.** Rapport adressé au Ministre de la Marine au nom du Comité consultatif des pêches maritimes. (*Journ. Officiel*, 26 mai 1899.)

Après avoir rappelé les diverses causes auxquelles a été attribuée la nocivité des Moules — présence de *Pinnotheres*, du frai des Astéries entre les valves du Mollusque, séjour sur de vieilles coques de navires, doublées en cuivre, idiosyncrasie de l'estomac — et montré qu'aucune de ces causes n'est acceptable, je m'appuie sur les recherches de MM. Brieger, Schmitdmann et Lustig, lors de l'empoisonnement des ouvriers de l'arsenal de Wilhelmshaven en 1885, pour admettre que la toxicité des Moules est due à la présence dans ces Mollusques, principalement dans le foie, d'un alcaloïde organique volatil (mytilotoxine de Brieger), développé sous l'influence d'un microbe particulier. Les accidents observés après l'ingestion de certaines Moules pouvant se produire en toute saison, en dehors de l'époque de la reproduction, et résultant de la consommation de ces coquillages lorsqu'ils ont séjourné dans des eaux stagnantes ou contaminées, on peut permettre la vente en tout temps des Moules provenant de parcs situés dans des endroits favorablement disposés pour le renouvellement de l'eau.

C'est à la suite de ce rapport, et après avis favorable du Conseil

d'hygiène, que l'article 53 du décret du 4 juillet 1853, interdisant la vente des Moules pendant les mois de mai et juin, a été rapporté.

68. **Habitat et mœurs, nourriture, reproduction, causes de la disparition de la Sardine** : rapport présenté au Comité consultatif des pêches maritimes, en collaboration avec M. Vaillant. (*Journal officiel*, octobre 1887, et *Revue maritime et coloniale*, juin et juillet 1888.)

69. **Histoire naturelle de la Sardine** : rapport au Ministre de la Marine. (*Revue maritime et coloniale*, t. CVIII, 354e livraison, p. 460, mars 1891.)

Dans le premier de ces rapports, nous avons, M. Vaillant et moi, résumé l'état de nos connaissances sur l'éthologie de la Sardine, puis exposé et discuté les différentes hypothèses émises sur les causes de l'apparition et de la disparition de ce Poisson sur nos côtes.

Dans le second, j'ai fait connaître le résultat de mes recherches personnelles sur les relations qui peuvent exister entre la composition du plankton et la présence ou l'absence de la Sardine sur les côtes de Bretagne. De nombreuses pêches au filet fin, faites à la surface ou en eau profonde, pendant les campagnes de 1887, 1888 et 1889, m'ont montré qu'on ne pouvait établir une relation entre la présence de la Sardine et celle de telle ou telle espèce d'organismes inférieurs.

En 1887, le plankton de la baie du Croisic a renfermé généralement une grande quantité de Copépodes, de larves de Crustacés, d'Annélides, d'Échinodermes, etc., des Péridiniens et des Radiolaires; la Sardine a été très rare pendant l'été.

En 1888, le produit des pêches au filet fin était presque exclusivement formé de Noctiluques; la Sardine a été très abondante durant toute la belle saison. Cependant en examinant le contenu de

l'estomae des Poissons pêchés, je n'y ai trouvé que de petits Crustaeés et très rarement des Noetiluques.

En 1889, j'ai pu constater que la présenee d'unc quantité eonsidérable de Diatomées dans le plankton, que j'avais cru les années prééédentes éloigner momentanément les Sardines de nos eôtes, n'exerçait aucune influenee, ear je réeoltai presque uniquement de ces Diatomées, au milieu même des embareations pêehant la Sardine.

70. **Rapport préliminaire sur les modifications à apporter à la réglementation de la pêche du Saumon,** adressé, en 1895, au Ministre de la Marine. (Ce rapport a été publié seulement en 1901, dans le *Mémorial du Poitou*, 2 mars 1901.)

Les pêeheurs de l'estuaire de la Loire ayant demandé à plusieurs reprises la liberté de la pêche du Saumon en toute saison, en se basant sur ee fait que les Poissons pris depuis l'embouehure jusqu'à Nantes, pendant la période d'interdiction, ne sont pas aptes à se reproduire, j'ai été ehargé par le ministère de la Marine d'examiner le bien fondé de leur réelamation.

Il résulte nettement de mes reeherches que tous les gros Saumons, du poids de 10 à 15 kilogr., capturés à Nantes lors de la montée, depuis le mois d'octobre jusqu'à la fin de janvier, sont eneore loin de leur maturité sexuelle ; leurs ovaires renferment des œufs mesurant 1 ou 2 millimètres de diamètre, e'est-à-dire encore très peu développés, l'œuf mûr ayant un diamètre de 5 à 6 millimètres ; les organes reproducteurs des mâles présentent aussi des dimensions très réduites.

Les Saumons pris, durant la même période, dans le haut de la Loire et dans ses affluents, ont, au contraire, des œufs arrivés à maturité, ou même ont déjà pondu. Plus tard, les Saumons pêchés à Nantes, du mois de février au mois de juillet, sont de plus petite

taille que ceux pris en automne ; ils ne pèsent plus, en général, que 4 à 9 kilogr. et présentent des organes reproducteurs d'autant plus développés qu'on se rapproche de la fin de l'été.

Mes observations sont donc d'accord sur ce point avec celles de M. Kunstler pour la Dordogne, de MM. Bureau et Lefort pour la Loire.

Mais, d'un autre côté, des recherches instituées dans des petits cours d'eau se jetant directement à la mer, en Bretagne et en Picardie, m'ont amené à penser que le Saumon ne se comporte pas de la même manière dans les grands fleuves et dans les petits cours d'eau. Dans ces derniers, le Poisson paraît venir directement de la mer, en automne, pour se reproduire immédiatement. Je n'ai pu malheureusement, faute d'une installation et de ressources suffisantes, poursuivre cette étude, mais j'ai cru cependant pouvoir conclure qu'une nouvelle règlementation de la pêche du Saumon, basée sur des données scientifiques certaines, était nécessaire. Il y aura probablement lieu de créer un régime spécial pour le domaine de l'Inscription maritime, différent de celui qui existe actuellement, ce dernier ne pouvant être maintenu que pour les cours d'eau qui ressortissent exclusivement à l'administration des Travaux publics.

71. **Observations sur le Phylloxéra.** (*Comptes rendus de l'Acad. des Sc.*, t. XCI, p. 749, 2 nov. 1880.)

72. **Effets produits par le sulfure de carbone sur les vignes du Beaujolais.** (*Ibid.*, t. XCIII, p. 131, 18 juillet 1881.)

73. **Résultats obtenus dans le traitement des vignes phylloxérées par l'emploi du sulfure de carbone et du sulfocarbonate de potassium.** (*Ibid.*, t. XCIII, p. 503, 26 sept. 1881.)

74. **Sur l'œuf d'hiver du Phylloxéra.** (*Ibid.*, t. XCIV, p. 1288, 8 mai 1882.)

75. **Sur l'extension du Phylloxéra à Béziers dans les vignobles non soumis au traitement.** (*Ibid.*, t. XCV, p. 473, 11 sept. 1882.)

76. **Sur le Phylloxéra gallicole.** (*Ibid.*, t. XCV, p. 1136, 4 déc. 1882.)

77. **Sur le Phylloxéra gallicole.** (*Ibid.*, t. XCVII, p. 1348, 10 déc. 1883.)

78. **Sur les procédés de M. Mandon et de M. Aman Vigié pour le traitement des vignes phylloxérées.** (*Ibid.*, t. XCVII, p. 1404, 17 déc. 1883.)

79. **Observations sur le traitement de la vigne à l'aide du sulfure de carbone et du brome.** (*Observ. sur le Phylloxéra par les délégués de l'Académie*, fasc. III, 1883.)

80, 81, 82, 83. **Sur la destruction de l'œuf d'hiver du Phylloxéra,** rapports adressés au Ministre de l'Agriculture. (*Comptes rendus des trav. du Serv. du Phylloxéra*, année 1885, p. 131, Paris, 1886; année 1886, p. 130, Paris, 1887; année 1887, p. 108, Paris, 1888; années 1888 et 1889, p. 87, Paris, 1890.)

84. **Nouvelles expériences relatives à la désinfection antiphylloxérique des plants de vigne,** en collaboration avec MM. Couanon et Salomon. (*Comptes rendus de l'Acad. des Sc.*, t. CV, p. 1029, 21 nov. 1887.)

85. **Rapport sur les ravages du Phylloxéra et sur les moyens de le combattre.** (*Congrès international d'agriculture tenu à Paris du 4 au 10 juillet* 1889, p. 860, Paris, 1889.)

L'importance des ravages produits par le Phylloxéra dans les contrées viticoles est malheureusement trop connue pour qu'il soit nécessaire d'insister sur l'intérêt qui se rattache à l'étude de cet Insecte et des moyens propres à le combattre.

C'est à mon savant maître, M. le professeur Balbiani, que revient l'honneur d'avoir établi le premier le cycle biologique du terrible dévastateur de la Vigne. Guidé dans ses recherches par une étude préliminaire complète sur l'anatomie, le mode de reproduction du Phylloxéra du Chêne, M. Balbiani put relier entre eux les faits observés par ses devanciers relativement à l'espèce de la Vigne, les expliquer, les compléter et en tirer des conclusions pratiques de la plus haute importance au point de vue de la lutte contre le fléau.

Dès 1879, M. Balbiani m'a associé à ses recherches et à ses expériences, et, chargé d'une mission spéciale, d'abord par l'Académie des Sciences, sur la proposition de M. Dumas, secrétaire perpétuel, puis par le ministère de l'Agriculture, je me suis occupé, pendant dix ans, de toutes les questions relatives au Phylloxéra.

Je n'insisterai pas ici sur mes rapports purement administratifs ayant trait aux résultats de traitements déjà employés ou à des procédés nouveaux proposés, que j'ai dû examiner ; je signalerai seulement les observations biologiques que j'ai pu faire sur l'Insecte, et les expériences instituées pour la destruction de son œuf d'hiver.

Mes recherches ont porté principalement sur la forme gallicole.

Lorsque l'œuf d'hiver du Phylloxéra, déposé sous l'écorce du cep de Vigne, en été, par la femelle sexuée, éclot au printemps, le jeune individu qui en sort mène d'abord une vie errante sur les parties aériennes de la Vigne. Il pique une jeune feuille afin d'y déterminer la production d'une galle dans laquelle il déposera ses œufs. C'est ce qui a lieu normalement sur beaucoup de Vignes américaines, entre autres les *Riparia*. Mais sur les cépages indigènes les galles se forment difficilement, et on en trouve très rarement ; aussi sur ces Vignes la femelle fondatrice, après avoir essayé de

produire des galles descend sur les racines, s'y fixe et donne une lignée d'Insectes radicicoles. J'ai constaté souvent sur les cépages indigènes, au printemps, des galles avortées et vides résultant de la piqûre de la femelle fondatrice pendant sa vie errante. Ce fait est intéressant, au point de vue du mode de la genèse des galles, parce qu'il prouve que le liquide introduit dans la feuille par l'Insecte au moment de la piqûre, suffit à produire le premier développement de la galle ; la présence du parasite et sa succion prolongée ne sont pas nécessaires pour amener l'hypertrophie et la déformation des tissus végétaux.

Si les galles spontanées sont très rares sur les Vignes indigènes, j'ai pu facilement les y faire apparaître par contagion en entremêlant leurs pampres avec ceux de Vignes américaines gallifères. Sur toutes les Vignes que j'avais infestées artificiellement j'ai trouvé au bout de quelque temps des Phylloxéras sur les racines, ce qui confirmait entièrement les expériences de MM. Balbiani et Max. Cornu pour démontrer l'identité de l'Insecte des feuilles avec celui des racines.

D'après les observations de MM. Schimer, Knyaseff et Champin, on trouverait à la fin de l'été des nymphes et des ailés parmi les Phylloxéras gallicoles. Malgré toute l'attention que j'ai pu apporter dans mes recherches, je n'ai trouvé dans les galles ni nymphes, ni ailés, ni sexués.

En automne, au moment de la chute des feuilles, les Phylloxéras gallicoles quittent les galles pour descendre sur les racines et deviennent par conséquent radicicoles. Bien que, anciennement, le Phylloxéra de la Vigne ait été probablement uniquement gallicole et présentât le même cycle reproducteur que le Phylloxéra du Chêne, actuellement la forme gallicole paraît devoir être considérée comme une variété composée seulement d'exilés, ne se reproduisant plus par voie sexuée.

L'œuf d'hiver, ou œuf fécondé, est, comme on le sait, de la plus haute importance au point de vue de l'évolution du Phylloxéra. Grâce à lui, l'espèce, épuisée par une série de générations parthénogénésiques, récupère sa fécondité primitive. C'est aussi par lui que se fait la dissémination naturelle de l'Insecte. Partout où un essaim d'ailés est venu s'abattre, il existe des œufs d'hiver qui sont l'origine de nouveaux foyers d'infection.

Pour parer à cette cause incessante d'infection, M. Balbiani avait proposé depuis longtemps de détruire l'œuf d'hiver en décortiquant les ceps. Nous reconnûmes que ce procédé n'était pas suffisant, et qu'il fallait enduire les ceps d'une substance toxique pouvant tuer l'œuf protégé par l'écorce. Après de nombreux essais, nous avons trouvé qu'un badigeonnage avec un mélange de naphtaline, d'huile lourde de houille, de chaux et d'eau, d'après une formule que nous avions établie, était absolument efficace pour la destruction de l'œuf d'hiver. Des expériences rigoureuses, faites au domaine de la Paille, près Montpellier, sur des Vignes américaines gallifères, ont démontré que le badigeonnage empêchait la formation des galles au printemps en tuant tous les œufs d'hiver.

Depuis lors, les badigeonnages faits en grande culture sous ma direction, chez beaucoup de viticulteurs, dans différentes régions, pendant plusieurs années sur des cépages indigènes, et associés aux traitements souterrains ont prouvé que la destruction de l'œuf d'hiver, ainsi que le faisait prévoir la connaissance du cycle biologique du Phylloxéra, est un complément indispensable des traitements insecticides souterrains.

Il ne suffit pas de pouvoir lutter efficacement contre le Phylloxéra, il faut aussi être en mesure de créer de nouveaux vignobles en se mettant à l'abri de l'infection. Les viticulteurs ayant réclamé un moyen certain de désinfecter les boutures, tant françaises qu'américaines, destinées à être plantées, nous avons entrepris,

MM. Couanon, Salomon et moi, une série d'expériences qui nous ont permis d'établir qu'on peut, sans préjudiee pour la végétation de la bouture, tremper celle-ci, avant la stratifieation, dans l'eau ehaude de 45 à 50° C. pendant dix minutes et tuer ainsi les Phylloxéras et les œufs qu'elle peut porter.

86. **Rapport sur l'histoire naturelle de l'Anthonome du Pommier et sur les moyens proposés pour sa destruction.** (*Bull. du Ministère de l'Agriculture*, Paris, 1891.)

Chargé par le Ministre de l'Agrieulture d'une mission spéciale pour étudier les mœurs de l'Anthonome du Pommier et les moyens de le eombattre, je me suis attaché à étudier les points encoro obscurs de la biologie de ce Charançon.

L'Anthonome adulte, comme on sait, apparaît au printemps un peu avant la floraison des Pommiers, de fin mars au eommencement de mai. Après l'aeeouplement, la femelle pond ses œufs dans les boutons à fleurs, un seul œuf par bouton. Le développement de l'embryon dure de einq à neuf jours suivant la température. La jeune larve se met à dévorer les étamines et les pistils ; les fleurs se flétrissent avant leur épanouissement et prennent la forme earaetéristique de clou de girofle, bien connue des pomologistes. Au bout de douze à vingt jours, elle se transforme en nymphe. La nymphose dure de huit à dix jours et l'Insecte adulte sort du bouton flétri. Je n'ai jamais vu de larves s'enfoncer en terre pour se transformer en nymphe, eomme l'ont prétendu certains auteurs.

Quelques entomologistes avaient avancé que les Anthonomes nés au printemps pouvaient se reproduire en été, soit sur le Pommier soit sur d'autres arbres, en pondant leurs œufs dans d'autres organes que les boutons à fleurs.

En étudiant les organes génitaux de l'Anthonome et en suivant

leur évolution pendant toute l'année, j'ai pu me convaincre que ce Charançon ne se reproduit qu'au printemps, et que ses éléments sexuels ne sont mûrs que peu de temps avant la ponte.

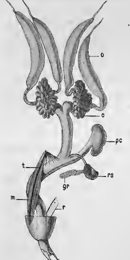


Fig. 85 — Organes génitaux femelles d'*Anthonomus pomorum*. — *c*, calice — *gr*, glande du réceptacle séminal. — *m*, muscle dont la contraction fait saillir au dehors le vagin. — *o*, gaine ovarique. — *pc*, poche copulatrice. — *r*, rectum. — *rs*, réceptacle séminal. — *t*, tige chitineuse élastique agissant comme organe rétracteur du vagin.

Un des points les plus obscurs de l'éthologie de l'Insecte est son mode d'existence en dehors de l'époque de la reproduction. Il devient, en effet, assez rare et on n'en trouve que quelques-uns sur le Pommier. Mes recherches sur ce sujet m'ont amené à admettre que l'Anthonome mène pendant l'été et l'automne une vie peu active et qu'il ne prend pas de nourriture.

Tous les adultes que j'ai ouverts, depuis le mois de juin jusqu'au mois de novembre, avaient leur tube digestif rempli d'un liquide transparent, légèrement jaunâtre, ne renfermant pas trace de tissu végétal. J'ai conservé pendant trois mois, de juillet à octobre, des Anthonomes vivants dans un flacon vide. Le grand développement du corps graisseux chez les adultes qui viennent d'éclore, et sa résorption partielle jusqu'à l'hiver, expliquent l'absence de nourriture pendant la plus grande partie de la vie de l'Insecte. Ce n'est, en effet, qu'après le repos hibernal, qui a lieu dans les fentes des écorces, au milieu des détritus accumulés au pied des

arbres, dans les Mousses et les Liehens, sous les pierres, ete., que les Anthonomes, au printemps, se nourrissent des jeunes feuilles des Pommiers ; c'est le moment où les œufs grossissent rapidement dans les gaines ovariques.

D'après les expériences faites à l'École des Trois-Croix, près Rennes, avec le eoncours de M. Hérissant, j'ai conseillé, pour combattre l'Anthonome, les procédés suivants :

1. Le ehaulage des Pommiers pendant l'hiver, pour détruire les Mousses, les Liehens et faire tomber les vieilles écorces qui servent de refuge aux Insectes.

2. La destruetion à la fin de l'hiver des détritus accumulés au pied des arbres et servant ainsi d'abri aux Anthonomes.

3. Le seeouage des arbres, au printemps, avant la floraison, au-dessus d'une toile pour reeueillir les Inseetes (on peut en récolter ainsi plusieurs eentaines par arbre).

4. Le secouage des arbres à la fin de la floraison pour faire tomber les boutons attaqués et les détruire.

5. La protection efficace des Oiseaux insectivores qui détruisent beaueoup de larves d'Anthonome.

CHAPITRE VI

PUBLICATIONS DIVERSES

87. **Expériences sur la résistance du sphincter vésical après la mort :** en collaboration avec M. A. Faure. (*Rapport sur l'École pratique des hautes études*, 1872-73.)

88. **Expériences sur l'origine de la transpiration :** en collaboration avec M. A. Faure. (*Rapport sur l'École pratique des hautes études*, 1872-73.)

89. **Étude physiologique sur l'action des poisons.** (*Thèse pour le doctorat en médecine,* in-8°, 168 p., Montpellier, 1875.)

J'ai essayé de démontrer dans ce travail que le plus grand nombre des substances toxiques ont une action plus complexe que ne le pensaient les physiologistes à cette époque, et que cette action porte généralement, d'une manière spéciale et primitive, sur le système nerveux central. J'ai expérimenté sur une trentaine de poisons différents dont trois nouveaux, le *Psoralea bituminosa*, Papilionacée indigène, l'If et le poison des flèches des Moïs, et je suis arrivé aux conclusions suivantes :

L'action des poisons est générale ; elle n'est pas limitée à un seul élément histologique, à un seul organe. Les différents systèmes de l'organisme sont successivement atteints. Le plus grand nombre des poisons agit sur le système nerveux, et presque toujours la mort est la conséquence de la cessation du fonctionnement du système nerveux. L'action s'exerce sur les parties cen-

trales avant de s'exercer sur les parties périphériques. Les nerfs sensitifs et les nerfs moteurs sont influencés de la même manière. Le système musculaire n'est atteint qu'après le système nerveux; il existe cependant un certain nombre de poisons dont l'action, encore peu connue, paraît porter directement sur le cœur avant d'atteindre le système nerveux. L'électivité générale des poisons pour le système nerveux, et principalement pour les centres, tient à la nature histologique des éléments qui entrent dans leur constitution. L'action des poisons est indépendante de leur origine. L'antagonisme toxique est impossible, c'est-à-dire que deux substances, introduites simultanément dans l'organisme, à dose mortelle, ne peuvent pas être sans action.

90. **Observation relative à une note de M. Bochefontaine sur l'action physiologique du poison des Moïs.** (*C. R. de la Soc. de Biologie*, p. 153, 8 mars 1884.)

91. **Note sur la structure de l'œuf des Phyllies.** (*Bull. de la Soc. philomathique*, 8e série, t. II, p. 18, 14 décembre 1889.)

Les *Phyllium*, ces curieux Orthoptères de la famille des Phasmides, sont, comme on sait, un des exemples les plus remar-



Fig. 86. — Œuf du *Phyllium crurifolium*. — A, œuf vu par la face portant le micropyle *m*. B, œuf vu par la face opposée. — C, œuf vu par le pôle supérieur portant le couvercle.

quables de mimétisme qu'on puisse observer chez les Insectes. Non seulement l'animal adulte ressemble d'une manière frappante,

par sa couleur, sa forme, la disposition des nervures de ses ailes, à une feuille des arbres sur lesquels il vit, mais encore ses œufs

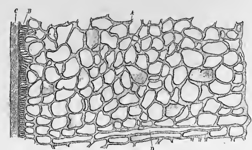


Fig. 87. — Fragment d'une coupe longitudinale de la capsule d'un œuf de *Phyllium crurifolium* au niveau de sa plus grande largeur. — A, zone externe. — B, zone moyenne. — C, zone interne. — D, alvéoles allongés. Gross. 100

ont l'aspect de véritables graines et ont été comparés, dès 1854, par M' Nab, aux graines de la Belle-de-Nuit (*Mirabilis jalapa*).

En cherchant la constitution du chorion de l'œuf j'ai constaté que le mimétisme si intéressant de l'Insecte adulte et de son œuf se retrouve même dans la structure de cet œuf, de telle sorte que la similitude des formes extérieures entraîne ici un véritable mimétisme histologique.

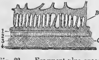


Fig. 88. — Fragment plus grossi de la figure 87. — B, zone moyenne. — 1, 2, 3, 4, couches de la zone interne.

Le chorion de l'œuf du *Phyllium crurifolium*, qui a la forme d'un akène d'Ombellifère, présente trois régions ayant chacune un aspect différent : 1° une zone externe constituée par de larges alvéoles irréguliers ; 2° une zone moyenne, mince, formée de fibres épaisses, parallèles, dirigées perpendiculairement à la surface interne ; 3° une zone interne à

peu près de la même épaisseur que la précédente et présentant une structure compacte striée. L'ensemble de la coupe du chorion de l'œuf du *Phyllium* ressemble à s'y méprendre à une coupe de tissu végétal.

92. **Structure du système nerveux larvaire de la Stratiomys strigosa** : en collaboration avec M. A. Binet. (*Comptes rendus de l'Acad. des Sc.*, t. CXIV, p. 430, 22 février 1892.)

93. **Contribution à l'étude de l'anatomie microscopique du système nerveux larvaire de Sratiomys longicornis** : en collaboration avec M. A. Binet.(*Ann. de la Soc. entomologique de France*, t. LXI, p. 309, 1892.)

Nous avons décrit, M. Binet et moi, dans la chaîne nerveuse de la larve de *Stratiomys*, des cellules spéciales qui se trouvent au niveau des connectifs réunissant les ganglions. Ce sont de grandes cellules conjonctives ramifiées, dont le centre est occupé par un gros noyau. Les prolongements ramifiés de la cellule, par leur disposition, dessinent une calotte sphérique dont la convexité regarde celle de la cellule qui occupe le ganglion voisin ; c'est entre les deux cellules et à travers les espaces laissés libres par leurs prolongements rayonnants que passent les fibres nerveuses des connectifs, comme à travers une sorte de crible.

94. **Note sur l'existence de calcosphérites dans le corps graisseux des larves de Diptères.** (*Arch. d'anat. microscopique*, t. I, p. 125, 1897.)

Parmi les cellules qui constituent le corps adipeux de la larve de *Phytomyza chrysanthemi*, j'ai remarqué certaines cellules spéciales renfermnt des corps non signalés jusqu'ici chez les Insectes, mais connus chez d'autres animaux sous le nom de *calcosphérites*. Ces cellules ont un diamètre au moins double de celui des cellules

adipeuses voisines. Les corps qu'elles renferment sont formés de couches concentriques d'une matière qui se dissout dans les acides avec dégagement de gaz, laissant à sa place des parties membraneuses également concentriques. Ces corps examinés à la lumière polarisée, donnent une croix noire fort nette. Les calco-

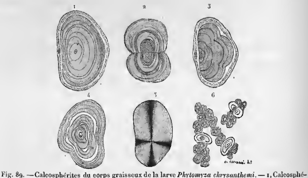


Fig. 89. — Calcosphérites du corps graisseux de la larve *Phytomyza chrysanthemi*. — 1, Calcosphérite examiné à l'état frais, contenu dans une cellule dont le protoplasma est réduit à une mince couche périphérique contenant le noyau *n*. — 2, Calcosphérite en forme de bissac. — 3, Calcosphérite trilobé vu de trois quarts; les lignes concentriques entourent le hile dans la partie cachée. — 4, Calcosphérite traité par le liquide Ripart et Petit. — 5, Calcosphérite examiné dans la lumière polaire. — 6, fragment du corps adipeux montrant des cellules normales *o* et des cellules renfermant des calcosphérites *c*.

sphérites disparaissent pendant la nymphose, car on ne les retrouve pas chez l'adulte. M. Giard a retrouvé ces calcosphérites dans une autre espèce de *Phytomyza*.

95. **Sur la structure de la glande nidamenteuse de l'oviducte des Sélaciens.** (*Comptes rendus de la Soc. philomathique*, 8e série, t. V, 10 juin 1893.)

La structure histologique de l'oviducte des Plagiostomes a été peu étudiée. Vogt et Pappenheim, Leydig, Bruch, Gerbe, Moreau,

Perravex ont constaté que les éléments glandulaires qui sécrètent l'albumine et la coque de l'œuf sont rassemblés au niveau du renflement de l'oviducte, qui a reçu le nom de *glande nidamenteuse*.

Ces auteurs ont donné une bonne description de la disposition macroscopique des tubes sécréteurs et ont distingué dans la glande nidamenteuse deux régions : l'une antérieure albuminipare, constituée par des tubes courts, droits, s'ouvrant directement dans l'oviducte ; l'autre, postérieure, coquillère, formée de tubes longs, flexueux, souvent dichotomisés et débouchant entre les lamelles recouvertes d'épithélium à cils vibratiles, qui font saillie dans l'intérieur de l'oviducte et sont dirigées d'avant en arrière.

En pratiquant des coupes de la glande nidamenteuse du *Scillium canicula*, j'ai pu observer certaines particularités qui n'avaient pas encore été signalées.

Les tubes de la région albuminipare et de la région coquillère ont en apparence la même constitution. Ils sont formés d'une paroi propre, anhiste, à la face interne de laquelle sont appliquées de grandes cellules prismatiques, à noyau périphérique. Entre ces cellules sont enchâssées des cellules très étroites à noyau central et portant des cils vibratiles qui occupent la lumière des tubes.

Les cellules de la région albuminipare sont transparentes et remplies par un fin réticulum protoplasmique, analogue à celui décrit dans les cellules albuminipares de l'oviducte des Amphibiens. Les grandes cellules de la région coquillère sont bourrées de granulations réfringentes, insolubles dans la potasse et se colorant fortement, comme la fibroïne, par le vert de méthyle.

Sur des coupes longitudinales de la glande nidamenteuse, colorées par un mélange de safranine, de vert acide et de rouge congo, la région albuminipare se colore en rouge vineux ; dans la région coquillère, les noyaux se colorent seuls en rouge. Entre ces deux régions, se trouve une zone intermédiaire, étroite, dont la partie

antérieure prend une coloration orangée très nette, tandis que la partie postérieure, contiguë à la région coquillère, est teinte en bleu violacé. Dans la zone orangée, les grandes cellules ont la même apparence que dans la région albuminipare: dans la zone violacée, elles sont remplies de granulations réfringentes, plus petites que celles des cellules de la région coquillère et colorées en violet. Cette région intermédiaire, qui n'avait jamais été décrite et qui échapperait à l'observation sans l'emploi de colorants spéciaux, ne comprend, sur une coupe longitudinale, que cinq ou six tubes excréteurs.

Il est difficile de se prononcer sur la signification de cette région intermédiaire, mais il est très vraisemblable que la différence de structure, et de réaction vis-à-vis des matières colorantes, correspond à une différence dans la nature des produits de sécrétion, et que cette région de l'œuf doit sécréter des couches spéciales de la coque de l'œuf.

96. **Théorie de la Gastræa, d'après Hæckel.** (*Revue scientifique*, n° 46, 18 mai 1878.)

97. **Des phénomènes qui accompagnent la fécondation de l'œuf : Revue générale.** (*Revue des Sc. médicales*, 1880.)

98. **Comparaison de la fécondation chez les animaux et les végétaux.** (*Revue Scientifique*, t. XXVIII, n° 5, 30 juillet 1881.)

Dans cet article, après avoir exposé l'état de nos connaissances sur la question à cette époque, j'émets l'hypothèse que les synergides, les vésicules antipodes et les noyaux polaires du sac embryonnaire des végétaux pourraient être assimilés aux globules polaires de l'œuf des animaux, puisque ces éléments résultent, comme ces derniers, de divisions répétées du noyau de la cellule femelle.

99. **L'ovogenèse et la fécondation chez les animaux.** (*Archives de tocologie*, 1884.)

Je rappelle dans cette revue générale que M. Balbiani et moi, dans nos expériences sur la fécondation chez le Lapin, nous avons constaté que c'est généralement de dix à douze heures après l'accouplement qu'on trouve les premiers ovules fécondés chez cet animal. Ces ovules se rencontrent depuis les plis du pavillon de la trompe jusque vers la partie moyenne de ce conduit. Quinze à vingt heures après le coït, les œufs sont généralement parvenus dans la partie inférieure et rétrécie des trompes, dans l'isthme, où ils s'entourent d'une couche d'albumine et deviennent inaptes à être fécondés lorsqu'ils ne l'ont pas été antérieurement.

100. **La biologie cellulaire étudiée par la mérotomie.** (*Revue générale des Sciences*, 1893.)

Exposé des résultats obtenus par MM. Nussbaum, Gruber, Balbiani, Bruno Hofer, Verworn, en étudiant les fragments d'êtres unicellulaires privés expérimentalement de leurs noyaux, et la régénération des fragments nucléés.

101. **Existe-t-il des êtres immortels?** (*Revue des Revues*, 15 avril 1897.)

Une cellule qui se divise meurt-elle ou continue-t-elle à vivre? Pour M. Götte, la mort est une conséquence de la reproduction; pour M. Weismann, la reproduction par division transmet la vie et l'organisation sans interruption : aussi considère-t-il les êtres unicellulaires comme immortels

Ces deux opinions, en apparence absolument contradictoires, ne sont cependant toutes deux que l'expression de la réalité et se complètent l'une l'autre ; elles demandent seulement à être expliquées.

Il est évident que, si nous considérons la cellule ou l'être unicellulaire comme une individualité, constituant un *moi*, pour employer le langage des métaphysiciens, cette individualité cesse lorsque la cellule se divise en deux. La cellule-mère n'existe plus ; elle est remplacée par deux individualités nouvelles auxquelles elle a transmis toute sa substance et toutes ses propriétés, absolument comme un cristal de sel marin qu'on ferait dissoudre dans l'eau et dont la substance donnerait, par une cristallisation nouvelle, deux cristaux nouveaux. Si, au contraire, nous ne considérons dans la cellule et l'être unicellulaire que la matière vivante et ses propriétés, la division de cette cellule ne fait que perpétuer cette matière avec ses propriétés vitales.

Un Infusoire qui se divise meurt dans le sens que nous attachons à la mort des êtres supérieurs, c'est-à-dire que son individualité disparaît. L'Infusoire qui recevait du monde extérieur des excitations, le faisant réagir d'une manière déterminée, qui se mouvait dans telle ou telle direction, qui recherchait tel ou tel Infusoire de même espèce pour se conjuguer avec lui, cet Infusoire n'existe plus ; en un mot, certaines propriétés vitales dont l'ensemble constitue ce qu'on peut appeler les facultés psychiques de l'animal, et qui se manifestent par une série d'actes les plus variés, ces propriétés disparaissent avec l'individu. Elles se retrouvent, il est vrai, dans les deux moitiés de l'Infusoire lorsqu'il s'est divisé. Mais pouvons-nous affirmer qu'elles soient identiques? C'est peu probable; les deux nouveaux Infusoires ont des facultés psychiques de même nature que ceux du premier, comme l'enfant possède les mêmes facultés psychiques que sa mère. Une cellule qui se divise perd donc son individualité et meurt en se reproduisant; elle meurt sans laisser de cadavre. C'est que dans la cellule et chez les êtres unicellulaires il n'y a pas de différence entre le soma et le germen ; toute la substance vivante de l'individu se transmet intégralement aux

descendants, mais l'individu lui-même disparaît avec son individualité. Ce n'est pas de cette manière que les biologistes entendent généralement la mort de la cellule. Comme M. Weismann, ils ne considèrent que la mort de la substance vivante. Pour eux, une cellule qui meurt est une cellule qui a perdu la propriété de se reproduire, dont le protoplasma se désagrège et perd ses propriétés vitales. En réalité ils ne tiennent pas compte de l'individualité cellulaire et ne s'occupent que des diverses espèces de cellules prises dans leur ensemble.

Lorsqu'on parle de la durée de la vie d'une cellule, d'un être unicellulaire, il faut distinguer la durée de la vie de l'individu de celle de l'espèce. Une cellule embryonnaire, une cellule de Levure qui se multiplient rapidement par division, n'ont qu'une existence très courte, souvent de quelques heures tout au plus, tandis qu'une cellule nerveuse dure peut-être autant que l'individu auquel elle appartient.

Les termes de vie et de mort peuvent donc être pris dans des acceptions bien différentes suivant le point de vue auquel on se place. Si l'on ne considère que la matière organisée, douée des propriétés caractéristiques qu'elle manifeste chez les êtres vivants, on peut dire que cette matière, bien que périssable, est immortelle, puisqu'elle se transmet indéfiniment de génération en génération dans une même espèce et vraisemblablement d'une espèce à l'autre en se modifiant. Cela est vrai aussi bien pour les êtres pluricellulaires que pour les êtres unicellulaires. Si, au contraire, on considère les êtres vivants en tant qu'individus, c'est-à-dire tels que nous les observons en réalité, constitués chacun par une certaine quantité de matière organisée, réagissant vis-à-vis du milieu ambiant d'une manière propre, nous sommes en droit de dire que tous ces êtres vivants sont mortels, puisqu'ils disparaissent à un moment donné pour être remplacés, dans ce même milieu ambiant,

par d'autres êtres semblables mais non identiques. A ce point de vue, les êtres unicellulaires se comportent comme les êtres supérieurs ; ils n'en diffèrent que parce qu'ils peuvent mourir, c'est-à-dire disparaître, sans passer par l'état de cadavre. Le cadavre est donc contingent, mais non nécessaire pour caractériser la mort. C'est pour ne pas avoir tenu compte de cette donnée que certains biologistes sont arrivés à déclarer que les êtres unicellulaires sont immortels, ce qui ne me paraît être qu'un véritable sophisme. Il n'existe aucun être immortel.

102. **Leçons sur la génération des Vertébrés,** par E. G. Balbiani, recueillies par F. Henneguy. 1 vol. in-8°, 279 pages, 150 figures et 6 planches en couleur. Paris, O. Doin, 1899.

103. **Les Lichens utiles.** (*Thèse présentée au concours pour l'agrégation des facultés de médecine*, in-8°, VIII-114 p. avec 18 figures, Paris, 1883.)

104. **De quelques faits relatifs à l'examen histologique et chimique du pus blennorrhagique :** en collaboration avec M. de Sinéty. (*Comptes rendus de la Soc. de biologie*, p. 593, 8 août 1885.)

105. **Note sur la faune pélagique des lacs d'Auvergne.** (*Rev. des sciences naturelles et appliquées*, 5 décembre 1890.)

106. **Observations et expériences sur le calculateur Jacques Inaudi :** en collaboration avec M. Binet. (*Travaux du lab. de psychologie physiol. des hautes études de la Sorbonne*, année 1892, Paris, 1893.)

107. **E. G. Balbiani.** Notice biographique. (*Arch. d'anat. microscopique*, III, 1900.)

LISTE CHRONOLOGIQUE

DES

NOTES, MÉMOIRES ET OUVRAGES

1873.

Expériences sur la résistance du sphincter vésical après la mort : en collaboration avec M. A. Faure. (*Rapport sur l'École pratique des Hautes Études*, 1872-73.)

Expériences sur l'origine de la transpiration ; en collaboration avec M. A. Faure. (*Rapport sur l'École pratique des Hautes Etudes*, 1872-73.)

1875.

Étude physiologique sur l'action des poisons : *Thèse* pour le doctorat en médecine, in-8°, 168 p. Montpellier, 1875.

1876.

Sur la reproduction du Volvox dioïque. (*Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. LXXXIII, p. 287, 24 juillet 1876.)

1877.

Recherches sur la vitalité des spermatozoïdes de la Truite. (*Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. LXXXIV, p. 1333, 4 juin 1877.)

1878.

Note sur la chute des œufs de l'ovaire chez les Batraciens. (*Bulletin de la Société philomathique*, 7e série, t. II, p. 141, 11 mai 1878.)
Théorie de la Gastræa, d'après Hæckel. (*Revue scientifique*, n° 46, 18 mai 1878.)
Note sur la constitution du spermatozoïde du Crapaud. (*Bull. de la Soc. philomathique*, 7e série, t. II, p. 156, 27 mai 1878.)
Germination des spores du Volvox dioïque. (*Bull. de la Soc. philomathique*, 7e série, t. II, p. 242, 27 juillet 1878.)
Procédé technique pour l'étude des embryons de Poissons. (*Bull. de la Soc. philomathique*, 7e série, t. III, p. 75, 22 novembre 1878.)

1879.

Leçons sur la génération des Vertébrés, par E. G. Balbiani, recueillies par F. Henneguy. 1 vol. in-8, 279 pages, 150 figures et 6 planches en couleurs. Paris, O. Doin, 1879.

1880.

Sur le noyau de l'œuf et la présence de globules polaires chez les Batraciens. (*Bull. de la Soc. philomathique*, 7e série, t. IV, p. 129, 27 mars 1880.)
Note sur quelques faits relatifs aux premiers phénomènes du développement des Poissons osseux. (*Bull. de la Soc. philomathique*, 7e série, t. IV, p. 132, 10 avril 1880, et *Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, 1er mai 1880.)
Note sur l'existence des globules polaires dans l'œuf des Crustacés. (*Bull. de la Soc. philomathique*, 7e série, t. IV, p. 135, 10 avril 1880.)
Formation du germe dans l'œuf des Poissons osseux. (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, p. 215, 19 juin 1880.)
Observations sur le Phylloxéra. (*Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. XCI, p. 749, 2 novembre 1880.)
Des phénomènes qui accompagnent la fécondation de l'œuf : Revue générale. (*Revue des sciences médicales*, 1880.)

1881.

Coloration du protoplasma vivant par le brun Bismarck. (*Bull. de la Soc. philomathique*, 7e série, t. V, p. 52, 12 février 1881.)

De l'emploi du vert de méthyle en histologie : en collaboration avec M. Balbiani. (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, p. 131, 19 mars 1881.)

Effets produits par le sulfure de carbone sur les vignes du Beaujolais. (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, t. XCIII, p. 131, 18 juillet 1881.)

Comparaison de la fécondation chez les animaux et les végétaux. (*Revue scientifique*, t. XXVIII, n° 5, 30 juillet 1881.)

Résultats obtenus, dans le traitement des vignes phylloxérées, par l'emploi du sulfure de carbone et du sulfocarbonate de potassium. (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, t. XCIII, p. 503, 26 septembre 1881.)

Division des cellules embryonnaires chez les Vertébrés. (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, p. 398, 24 décembre 1881.)

1882.

Division des noyaux et formation des cellules dans le parablaste des Poissons osseux. (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, p. 142, 25 février 1882.)

Division des cellules embryonnaires chez les Vertébrés. (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, t. XCIV, p. 655, 6 mars 1882.)

Sur l'œuf d'hiver du Phylloxéra. (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, t. XCIV, p. 1288, 8 mai 1882.)

Présentation d'instruments. (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, p. 591, 29 juillet 1882.)

De l'importance des figures karyokinésiques dans les recherches embryogéniques. (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, p. 538, 15 juillet 1882.)

Sur la division cellulaire ou cytodiérèse. (*Association pour l'avancement des sciences*, Congrès de La Rochelle, 30 août 1882.)

Sur l'extension du Phylloxéra à Béziers, dans les vignobles non soumis au traitement. (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, t. XCV, p. 473, 11 septembre 1882.)

Sur le Phylloxéra gallicole. (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, t. XCV, p. 1136, 4 décembre 1882.)

Développement du système nerveux, de la corde dorsale et du mésoderme chez la Truite. (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, p. 755, 9 décembre 1882.)

Sur la formation des feuillets embryonnaires chez la Truite. (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, t. XCV, p. 1297, 18 décembre 1882.)

1883.

Observations sur les traitements de la vigne, à l'aide du sulfure de carbone et du brome. (*Observations sur le Phylloxéra, par les délégués de l'Académie*, t. III, 1883.)

Sur un Infusoire flagellé, ectoparasite des Poissons. (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, t. XCVI, p. 658, 5 mars 1883.) (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, p. 137, 24 février 1883.)

Les Lichens utiles. *Thèse* présentée au concours pour l'agrégation des facultés de médecine, in-8°, VIII-114 p. avec 18 figures. Paris, 1883.

Sur le Phylloxéra gallicole. (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, t. XCVII, p. 1348, 10 décembre 1883.)

Sur les procédés de M. Mandon et de M. Aman Vigié pour le traitement des vignes phylloxérées. (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, t. XCVII, p. 1404, 17 décembre 1883.)

1884.

Note sur un nouvel Infusoire hétérotriche, l'Ascobius lentus. (*Bulletin de la Soc. philomathique*, 7e série, t. VIII, p. 122, 9 février 1884.)

Observation relative à une note de M. Bochefontaine sur l'action physiologique du poison des Moïs. (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, p. 153, 8 mars 1884.)

L'ovogenèse et la fécondation chez les animaux. (*Archives de tocologie*, 1884.)

De la ligne primitive des Poissons osseux. (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, p. 702, 13 décembre 1884.)

Note sur un Infusoire flagellé ectoparasite de la Truite. (*Archives de zool. expérimentale*, 2e série, t. II, p. 403, 1 pl., 1884.)

Note sur un nouvel Infusoire cilié, Ascobius lentus. (*Archives de zool. expérimentale*, 2e série, t. II, p. 412, 1 planche, 1884.)

Nouvelles observations sur la division cellulaire. (*Association française pour l'avancement des sciences*, Congrès de Blois, 1884.)

1885.

Sur la ligne primitive des Poissons osseux. (*Zoologischer Anzeiger*, t. VIII, p. 103, 1885.)

De quelques faits relatifs à l'examen histologique et chimique du pus blennorrhagique ; en collaboration avec M. de Sinéty. (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, p. 593, 8 août 1885.)

Sur quelques modifications apportées au microtome à bascule de la Société des instruments scientifiques de Cambridge : en collaboration avec M. Vignal. (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, p. 647, 31 octobre 1885, et *Bulletin de la Soc. philomathique*, 7e série, t. X, p. 12, 28 novembre 1885.)

Note sur un revolver porte-objectif. (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, p. 700, 28 novembre 1885, et *Bulletin de la Soc. philomathique*, 7e série, t. X, p. 11, 28 novembre 1885.)

1886.

Sur une nouvelle maladie des alevins des Salmonides. (*Bulletin de la Soc. d'acclimatation*, septembre 1886.)

Sur la destruction de l'œuf d'hiver du Phylloxéra; rapport adressé au Ministre de l'Agriculture. (*Compte rendu des travaux du service du Phylloxéra*, année 1885, p. 131. Paris, 1886.)

1887.

Traité des méthodes techniques de l'Anatomie microscopique, histologie, embryologie et zoologie ; en collaboration avec M. A. Bolles Lee, avec préface de M. Ranvier. 1 vol. in-8°, x-488 p. Paris, O. Doin, 1887.

Sur le mode d'accroissement de l'embryon des Poissons osseux. (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, t. CIV, p. 85, 3 janvier 1887.)

Note sur la vésicule de Balbiani. (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, p. 68, 5 février 1887, et *Bulletin de la Soc. philomathique*, 7e série, t. XI, p. 116, 12 février 1887.)

Sur un nouveau microscope de voyage construit par M. Dumaige. (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, p. 103, 19 février 1887.)

Formation des spores de la Grégarine du Lombric. (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, p. 439, 2 juillet 1887.)

Sur la destruction de l'œuf d'hiver du Phylloxéra ; rapport adressé au Ministre de l'Agriculture. (*Compte rendu des travaux du service. du Phylloxéra*, année 1886, p. 130, Paris, 1887.)

Nouvelles expériences relatives à la désinfection antiphylloxérique des plants de vignes ; en collaboration avec MM. Couanon et Salomon. (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, t. CV, p. 1029, 21 novembre 1887.)

1888.

Habitat et mœurs, nourriture, reproduction, causes de la disparition de la Sardine ; rapport présenté au Comité consultatif des pêches maritimes : en collaboration avec M. Vaillant. (*Revue maritime et coloniale*, juin-juillet 1888 et *Journal officiel*, octobre 1887.)

Contribution à l'étude des Sarcosporidies. Note sur un parasite des muscles du Palœmon rectirostris. (*Mémoires publiés par la Soc. philomathique à l'occasion du centenaire de sa fondation*, p. 163, 1888.)

Formation des spores de la Grégarine de Lombric. (*Annales de Micrographie*, t. I, p. 97 avec 1 planche, 1888.)

Sur la destruction de l'œuf d'hiver du Phylloxéra ; rapport adressé au Ministre de l'Agriculture. (*Compte rendu des travaux du service du Phylloxéra*, année 1887, p. 108. Paris, 1888.)

Influence de la lumière sur la phosphorescence des Noctiluques. (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, p. 707, 27 octobre 1888.)

Recherches sur le développement des Poissons osseux. Embryogénie de la Truite. (*Journal de l'Anatomie et de la Physiologie*, t. XXIV, p. 413 et 525 avec 4 planches, 1888.)

1889.

Sur la vente et la consommation des Moules en toute saison ; rapport adressé au Ministre de la Marine au nom du Comité consultatif des pêches maritimes. (*Journal officiel*, 26 mai 1889.)

Rapport sur les ravages du Phylloxéra et sur les moyens de le combattre. (*Congrès international d'Agriculture tenu à Paris du 4 au 10 juillet* 1889, p. 860. Paris, 1889.)

Note sur la structure de l'œuf des Phyllies. (*Bull. de la Soc. philomathique*, 8ᵉ série, t. II, p. 18, 14 décembre 1889.)

1890.

Nouvelles recherches sur la division des cellules embryonnaires chez les Vertébrés. (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, t. CXI, p. 116, 15 juillet 1890, et *Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, p. 444, 12 juillet 1890.)

Contribution à l'étude de la faune des marais salants. (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, p. 625, 15 novembre 1890.)

Sur la destruction de l'œuf d'hiver du Phylloxéra ; rapport adressé au Ministre de l'Agriculture. (*Compte rendu des travaux du service du Phylloxéra*, années 1888 et 1889, p. 87. Paris, 1890.)

Sur un Infusoire hétérotriche, Fabrea salina. (*Annales de Micrographie*, t. III, p. 118, avec 1 planche, décembre 1890.)

Note sur la faune pélagique des lacs d'Auvergne. (*Revue des sciences naturelles et appliquées*, 5 décembre 1890.)

1891.

Du rôle des sphères attractives dans la division indirecte des noyaux. (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, p. 473, 13 juin 1891.)

Histoire naturelle de la Sardine : rapport au Ministre de la Marine. (*Revue maritime et coloniale*, t. CVIII, 354ᵉ livraison, p. 460, mars 1891.)

Contribution à l'embryogénie des Chalcidiens. Note préliminaire. (*Bull. de la Soc. philomathique*, 8ᵉ série, t. III, p. 164, 11 juillet 1891.)

Nouvelles recherches sur la division cellulaire indirecte. (*Journal de l'Anatomie et de la Physiologie*, t. XXVII, p. 397, avec 1 planche, septembre-octobre 1891.)

Rapport sur l'histoire naturelle de l'Anthonome du Pommier et sur les moyens proposés pour le détruire. (*Bulletin du ministère de l'Agriculture*, Paris, 1891.)

1892.

Essai de classification des œufs des animaux au point de vue embryogénique. (*Bulletin de la Soc. philomathique*, 8e série, t. IV, p. 37, 9 janvier 1892.)

Contribution à l'embryogénie des Chalcidiens. (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, t. CXIV, p. 133, 18 janvier 1892.)

Structure du système nerveux larvaire de la Stratiomys strigosa : en collaboration avec M. A. Binet. (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, t. CXIV, p. 430, 22 février 1892.)

Sur la constitution de l'endoderme chez l'embryon des Mammifères. (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, p. 277, 2 avril 1892.)

Sur un Sporozoaire parasite des muscles des Crustacés décapodes : en collaboration avec M. P. Thélohan. (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, t. CXIV, p. 1552, 27 juin 1892, et *Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, p. 585, 25 juin 1892.)

Contribution à l'étude de l'anatomie microscopique du système nerveux larvaire de Stratiomys longicornis : en collaboration avec M. A. Binet. (*Annales de la Soc. entomologique de France*, t. LXI, p. 309, 1892.)

Sur un Sporozoaire parasite des muscles de l'Écrevisse : en collaboration avec M. P. Thélohan. (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, p. 748, 30 juillet 1892.)

Myxosporidies parasites des muscles chez quelques Crustacés décapodes : en collaboration avec M. P. Thélohan. (*Annales de Micrographie*, t. IV, p. 617, avec 1 planche, décembre 1892.)

1893.

Le corps vitellin de Balbiani dans l'œuf des Vertébrés. (*Journal de l'Ana-

tomie et de la Physiologie, t. XXIX, p. 1, avec 1 planche, janvier-février 1893.)

Sur la fragmentation parthénogénésique des ovules pendant l'atrésie des follicules de Graaf. (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, t. CXVI, p. 1157, 15 mai 1893, et *Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, p. 500, 13 mai 1893.)

Sur la structure de la glande nidamentense de l'oviducte des Sélaciens. (*Comptes rendus des séances de la Soc. philomathique*, 8e série, t. V, 10 juin 1893.)

La biologie cellulaire étudiée par la mérotomie. (*Revue générale des sciences*, 1893.)

Observations et expériences sur le calculateur Jacques Inaudi : en collaboration avec M. A. Binet. (*Travaux du laboratoire de psychologie physiologique des hautes études de la Sorbonne*, année 1892. Paris, 1893.)

1894.

Recherches sur l'atrésie des follicules de Graaf chez les Mammifères et quelques autres Vertébrés. (*Journal de l'Anatomie et de la Physiologie*, t. XXX, p. 1, avec 2 planches, janvier-février 1894.)

Observations sur une note de M. Azoulay relative au noircissement et à la conservation sous lamelles des coupes par les méthodes de Golgi à l'argent et au sublimé. (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, p. 374, 5 mai 1894.)

Sur les parasomes ou prétendus noyaux accessoires. (*Comptes rendus des séances de la Soc. philomathique*, 7 juillet 1894.)

1895.

Rapport préliminaire sur les modifications à apporter à la réglementation de la pêche du Saumon, adressé au Ministre de la Marine. (Ce mémoire a été publié seulement en 1901, dans le *Mémorial du Poitou*, 2 mars 1901.)

1896.

Leçons sur la cellule, morphologie et reproduction, faites au Collège de

France, pendant le semestre d'hiver 1893-1894, recueillies par M. Fabre-Domergue. 1 vol. gr. in-8°, xx-544 pages, 362 fig. noires et en couleurs. Paris, G. Carré, 1896.

Sur la signification physiologique de la division cellulaire directe : en collaboration avec M. Balbiani. (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, t. CXXIII, p. 269, 27 juillet 1896.)

Traités des méthodes techniquos de l'anatomie microscopique : en collaboration avec M. A. Bolles Lee et préface de M. Ranvior. 2° édition, XIV, 515 p., 1 vol. gr. in-8°. Paris, O. Doin, 1896.

Nouvelles méthodes de coloration à la safranine. (*Comptes rendus de la Soc. philomathique*, n° 2, 14 novembre 1896.)

1897.

Note sur l'existence de caleosphérites dans le corps graisseux de larves de Diptères. (*Archives d'Anatomie microscopique*, t. I, p. 125, 1897.)

Existe-t-il des êtres immortels ? (*Revue des Revues*, 15 avril 1897.)

1898.

Colorabilité du protoplasma vivant. (*L'intermédiaire des Biologistes*, t. I, n° 9, 5 mars 1898.)

Sur le rapport des centrosomes avec les cils vibratiles. (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, t. CXXVI, p. 975, 28 mars 1898.)

Sur le rapport des cils vibratiles avec les centrosomes. (*Archives d'Anatomie microscopique*, t. I, p. 481, 1898.)

1899.

Les méthodes techniques de l'anatomie microscopique. (In *Zoologie descriptive*, publiée sous la direction de M. Boutant. I. Paris, O. Doin, 1899.)

Les modes de reproduction des Insectes. (*Bulletin de la Soc. philomathique*, 9° série, t. I, n° 2, p. 41, 1899.)

1900.

E. G. Balbiani. — Notice biographique, XXXVI p. avec portrait. (*Archives d'Anatomie microscopique*, t. III, 1900.)

Le corps adipeux des Muscides pendant l'histolyse. (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, t. CXXXI, p. 908, 26 novembre 1900.)

1901.

Essai de parthénogenèse expérimentale sur les œufs de Grenouille. (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, p. 351-353, 30 mars 1901 et *Comptes rendus de l'Association des Anatomistes*. 3e session. Lyon, p. 25, 1901.)

Les Insectes, morphologie, reproduction, embryogénie. Leçons faites au Collège de France, recueillies et publiées par MM. A. Lécaillon et G. Poirault. 1 vol. gr. in-8°, 650 pages, 550 figures et 4 planches en couleurs. Paris, C. Naud, 1901. (Ce volume sera mis en vente en décembre 1901.)

PUBLICATIONS DIVERSES

Articles sur les Protozoaires, l'Ectopie, etc., dans le *Dictionnaire encyclopédique des sciences médicales*.

Analyses et exposés critiques de travaux de zoologie, de physiologie, d'histologie, d'embryogénie et de cytologie dans :

Revue des sciences naturelles,
Revue des sciences médicales,
Revue scientifique,
Revue internationale des sciences,
Revue générale des sciences,
Année biologique, etc.

SUJETS TRAITÉS

DANS

LE COURS D'EMBRYOGÉNIE COMPARÉE

1887-88. Embryogénie des Poissons.
1887-89. Des divers modes de reproduction non sexuelle chez les animaux et les végétaux.
1889-90. Des différents types de développement des animaux.
1890-91. Développement embryonnaire et métamorphoses des Insectes.
1891-92. Développement des Vertébrés.
1892-93. Fonctions et développement des organes reproducteurs des Vertébrés.
1893-94. Constitution et reproduction de la cellule (*Cours publié en* 1896.)
1894-95. Reproduction et développement des Poissons.
1895-96. Genèse des éléments reproducteurs.
1896-97. Reproduction et développement des Insectes. (*Cours publié en* 1901.)
1897-98. Exposé des travaux récents sur la constitution de la cellule et des éléments reproducteurs, et sur la fécondation.
1898-99. Embryogénie comparée des Vertébrés.
1900. Quelques points spéciaux de l'embryogénie des Insectes (ovogenèse, spermatogenèse, histolyse.)
1900-01. Constitution et fonctions du protoplasma.

ÉVREUX, IMPRIMERIE DE CHARLES HÉRISSEY